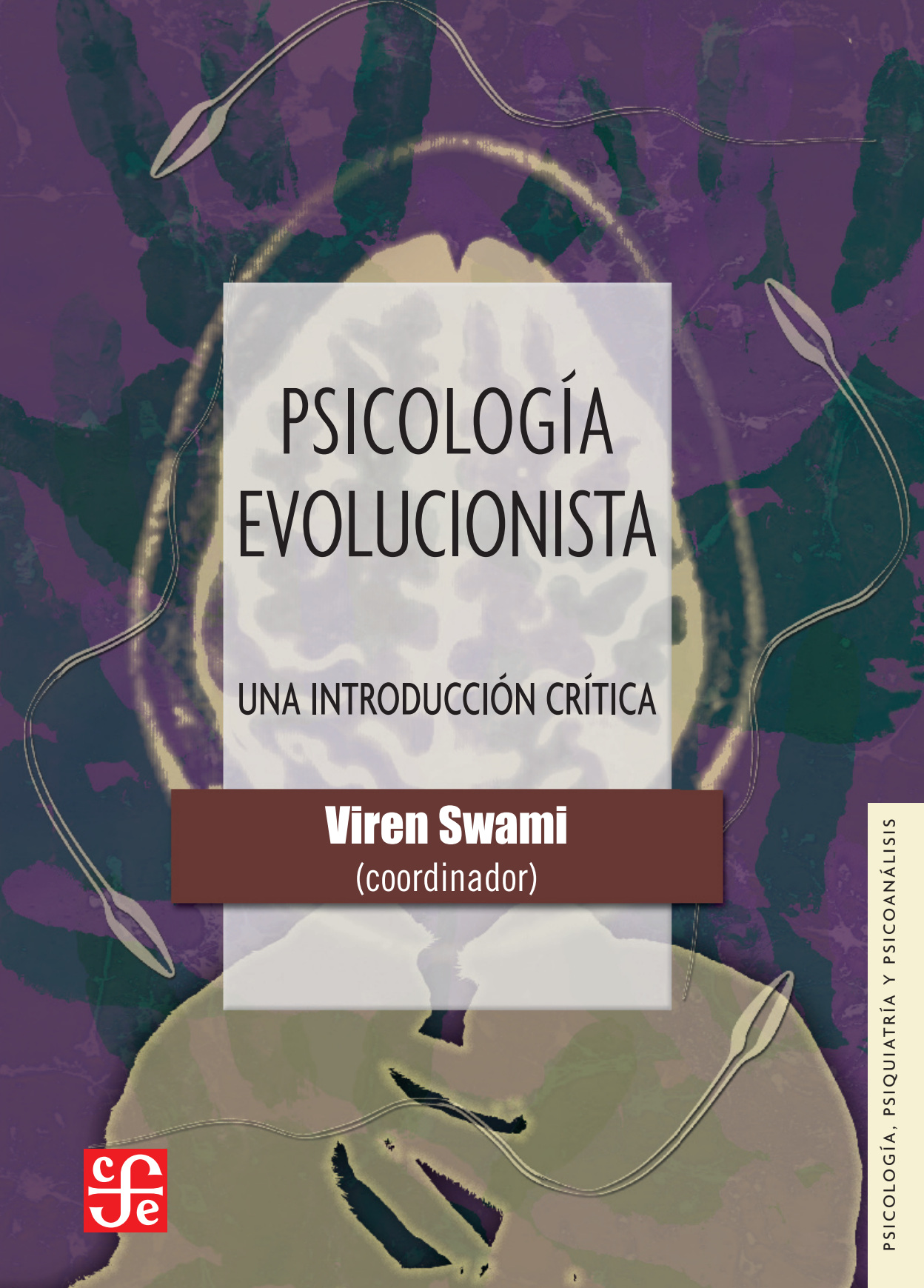

PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA
UNA INTRODUCCIÓN CRÍTICA
Viren Swami
(coordinador)
PSICOLOGÍA, PSIQUIATRÍA Y PSICOANÁLISIS

VIREN SWAMI es profesor en la Universidad de Westminster, Londres. Sus líneas de investigación se orientan a explicar los mecanismos que definen los cánones de belleza en distintas culturas y cómo afecta este valor la aprobación y el éxito de una persona. Es editor asociado de *Body Image,* autor de *Body Beautiful: Evolutionary and Sociocultural Perspectives*, *The Missing Arms of Vénus de Milo* y coautor, con Adrian Furnham, de *The Psychology of Physical Attraction.*

Sección de Obras de Psicología, Psiquiatría y Psicoanálisis

PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA

Traducción
Ricardo Quintana Vallejo

Psicología evolucionista

UNA INTRODUCCIÓN CRÍTICA

VIREN SWAMI
Coordinador

FONDO DE CULTURA ECONÓMICA

Primera edición en inglés, 2011
Primera edición en español, 2016
Primera edición electrónica, 2016

Swami, Viren, coord.
Psicología evolucionista. Una introducción crítica / coord. de Viren Swami ; trad. de Ricardo Quintana Vallejo. — México : FCE, 2016
501 p. : ilus. ; 23 × 17 cm — (Sección de Obras de Psicología, Psiquiatría y Psicoanálisis)
Título original: Evolutionary Psychology. A Critical Introduction
ISBN: 978-607-16-3539-6

1. Psicología evolucionista I. Quintana Vallejo, Ricardo, tr. II. Ser. III. t.

LC BF698.95 Dewey 155.7 S889p

Diseño de portada: Laura Esponda Aguilar

Título original: *Evolutionary Psychology. A Critical Introduction*

© John Wiley & Sons, Ltd. La primera edición en inglés fue publicada en 2011 por la British Psychological Society and Blackwell Publishing Ltd.
Todos los derechos reservados.
Traducción autorizada por Blackwell Publishing Limited de la edición en inglés.
La responsabilidad por la traducción es del Fondo de Cultura Económica.

D. R. © 2016, Fondo de Cultura Económica
Carretera Picacho-Ajusco, 227; 14738 Ciudad de México
www.fondodeculturaeconomica.com
Comentarios: editorial@fondodeculturaeconomica.com
Tel. (55) 5227-4672

Se prohíbe la reproducción total o parcial de esta obra, sea cual fuere el medio, sin la anuencia por escrito del titular de los derechos

ISBN 978-607-16-3539-6

ISBN 978-607-16-3766-6 (PDF)

SUMARIO

I. Perspectivas evolucionistas de la conducta, Thomas E. Dickins . . 9
II. La evolución de la cognición, Kayla B. Causey y David F. Bjorklund 42
III. La cooperación como un problema clásico de la biología conductual, Michael E. Price 84
IV. Elección de pareja y selección sexual, David Waynforth 120
V. La psicología evolucionista de la belleza humana, Viren Swami y Natalie Salem 148
VI. Teoría de la historia de vida y conducta reproductiva humana, David W. Lawson 197
VII. Crianza y familias, Rebecca Sear 231
VIII. Personalidad y diferencias individuales, Adrian Furnham 271
IX. Evolución, cognición y enfermedad mental. La teoría de la impronta genética del cerebro, Christopher Badcock 306
X. Interacciones entre cognición y cultura, Jeremy Kendal 339
XI. El futuro de la psicología evolucionista, Kevin N. Laland y Gillian R. Brown 376

Bibliografía 403
Sobre los autores 489
Índice analítico 493
Índice general 499

I. PERSPECTIVAS EVOLUCIONISTAS DE LA CONDUCTA

Thomas E. Dickins

Darwin fue el primero en aplicar la teoría de la evolución a las ciencias de la conducta.[1] Desde entonces, el campo de la ciencia evolucionista de la conducta ha prosperado. En la bibliografía se ha detallado la historia de esta materia y no sería posible resumirla adecuadamente dentro de los límites de un capítulo.[2] En lugar de intentarlo, este apartado presentará una perspectiva particular de la ciencia evolucionista de la conducta con el objetivo de incentivar el debate y ayudar al lector a entender los capítulos subsecuentes de este libro. Es inevitable incluir ciertos detalles históricos para contextualizar algunos puntos, pero este capítulo está lejos de ser una historia completa. Espero que los lectores interesados en historia nos disculpen.

Aunque el tema de este libro sea la psicología evolucionista, decidí escribir un capítulo sobre la ciencia evolucionista de la conducta. La psicología es, por supuesto, una ciencia de la conducta y mucho de lo que se hace en la disciplina tiene por objeto estudiar conductas. Sin embargo, la psicología se interesa también por los mecanismos endocrinos, neurológicos y cognitivos que originan conductas; causas de las que se habla en términos propios de la computación o de procesamiento de información. Así, se puede decir que estas causas moderan relaciones de entrada/salida (estímulo y respuesta), donde la respuesta es la conducta. La teoría de la evolución se usa para explorar las funciones de las conductas —lo que una conducta está diseñada para conseguir— y determinar cuáles son los límites funcionales de las causas psicológicas subyacentes. La teoría de la evolución, por tanto, es una explicación[3] que define cuáles son los tipos de causas próximas que constituyen, en este caso, la psicología de un organismo; aunque no nos da detalles de esas causas, lo cual es una tarea pendiente de la disciplina de la psicología de causas próximas. Este capítulo examina el alcance

[1] C. Darwin, *The descent of man*, Prometheus Books, Nueva York, 1871/1998.

[2] D. M. Buss, *Evolutionary psychology: The new science of mind*, 3ª ed., Allyn & Bacon, Boston, 2008; D. C. Dennet, *Darwin's dangerous idea: Evolution and the meanings of life*, Allen Lane, Londres, 1995.

[3] N. Tinbergen, "On the aims and methods of ethology", *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 1963, pp. 410-433.

de esta explicación, de ahí su interés por la ciencia evolucionista de la conducta en su totalidad.

La teoría de la evolución es una teoría del diseño. Antes de examinar el proceso de la evolución, es importante explicar el concepto clave de *diseño.* Éste no es exclusivo de la vida orgánica, por lo que el ejemplo de un robot ayudará a abstraer sus características fundamentales. Piense en un simple robot que tenga la función de moverse por una habitación esquivando varios obstáculos.[4] Un posible diseño para este robot podría estar basado en un simple armazón de automóvil: tendría cuatro llantas, dos delanteras y dos traseras. Cada una de las llantas traseras estaría impulsada por un motor independiente. En la parte frontal del robot habría dos sensores de impacto. El sensor del lado izquierdo estaría conectado al motor trasero del lado derecho; el sensor del lado derecho estaría conectado al motor trasero del lado izquierdo. La función de las conexiones sería la de inhibir, por lo que el sensor izquierdo inmovilizaría al motor del lado derecho. Debido a que el motor del lado izquierdo seguiría funcionando, el robot daría vuelta a la derecha (véase figura 1.1). De la misma forma, si el sensor derecho detectara un obstáculo, ocasionaría que el robot diera vuelta a la izquierda.[5] De esta manera, el robot podría esquivar los obstáculos y continuar su camino a través de la habitación.

Queda claro que el robot tiene una función y que fue diseñado por un ingeniero para cumplir con esta función. Los sensores son una parte esencial del diseño, pues son la única fuente de información del mundo exterior y, en este sentido, actúan como un sistema sensorial. El único conocimiento que este robot tiene del mundo exterior, por el que se debe desplazar, lo obtiene por medio de estos sensores. Así, el robot tiene una experiencia del mundo exclusivamente táctil: este tipo de estímulo es el único importante. Es decir, el robot podría estar expuesto a raudales de luz y sonido, pero éstos no tendrían ningún efecto porque el robot no fue diseñado para usarlos.

En las fuentes filosóficas se encuentra un largo debate sobre la relación entre función y conocimiento.[6] Yo uso el término de forma holgada en este capítulo para examinar un encuentro entre el diseño y el entorno en el cual el robot lleva

[4] T. E. Dickins y B. J. A. Dickins, "Mother Nature's tolerant ways: Why non-genetic inheritance has nothing to do with evolution", *New Ideas in Psychology,* 26, 2008, pp. 41-54; V. Braitenberg, *Vehicles: Experiments in synthetic psychology*, MIT Press, Cambridge, 1984.

[5] Este robot tiene claras fallas en su diseño. Primero, si el robot golpeara un obstáculo de frente, ambos sensores detectarían el objeto, por lo que ambos motores se detendrían. Hay varias formas de resolver este problema, como incluir sensores diseñados para evitar este tipo de colisión. Segundo, en una habitación cerrada el robot llegaría finalmente a una pared y empezaría a hacer un movimiento errático a lo largo de la misma hasta que se apagara. Así, se necesita desarrollar el diseño del robot para resolver este problema, tarea que legaré a la imaginación del lector.

[6] Por ejemplo, véase R. G. Millikan, *White Queen psychology and other essays for Alice*, MIT Press, Cambridge, 1993.

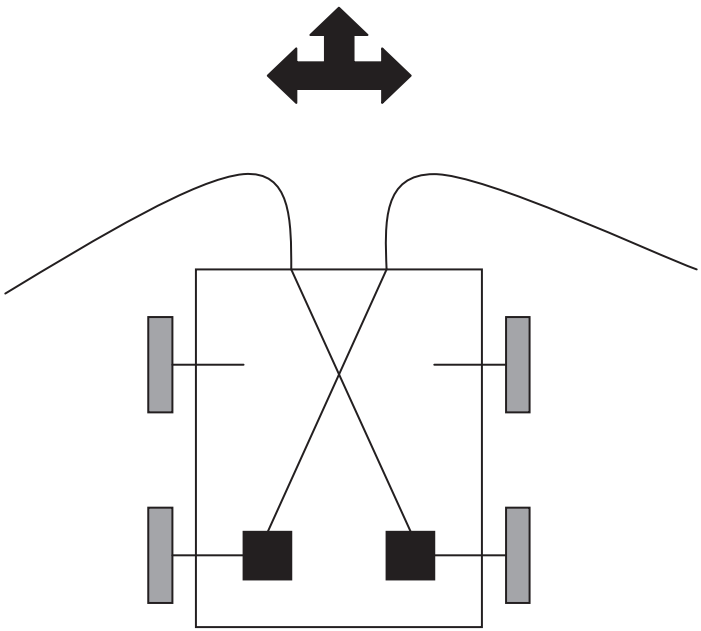


Figura I.1. *Un robot con dos sensores al frente del diseño básico de su armazón.* Estos sensores están conectados a los motores traseros de tal forma que cuando el sensor izquierdo detecta un obstáculo, inhibe o detiene la llanta trasera derecha; cuando el sensor derecho detecta un obstáculo, inhibe o detiene la llanta trasera izquierda, de modo que el robot puede esquivar casi todos los obstáculos. Este simple diseño se llega a encontrar en organismos biológicos en tanto que funciona con base en una condicional: si (P1: el sensor izquierdo percibe un obstáculo) entonces (Q1: se detiene la llanta trasera derecha).

a cabo sus funciones. Entonces, si un diseño se adapta de forma correcta al entorno, aquél encarna características de éste y, por tanto, representa algo de él. Esto se relaciona con la diferencia entre entorno y ecología que mencionaré más adelante. No es mi intención explorar contenido, conceptos, estados metarrepresentacionales u otros temas asociados con procesos cognitivos de alto nivel. Sin embargo, un lector astuto verá que se puede establecer una relación.

Es factible caracterizar el diseño del robot como una serie de condiciones, de tal modo que el diseño del robot representa un número posible de decisiones. Se puede decir que:

Si (P1: el sensor derecho percibe un obstáculo)
entonces (Q1: gira a la izquierda)

Si (P2: el sensor izquierdo percibe un obstáculo)
entonces (Q2: gira a la derecha)

Es posible expresar estas condiciones con una terminología más técnica que describe con mayor precisión las acciones que permiten la relación entre P y Q. Así, expresar el diseño del robot como condiciones quizá parece superfluo o incluso un ejemplo de formalismo artificial. Queda claro que describir al robot de esta forma es una simplificación. Sin embargo, esta simplificación sirve para describir a todos los organismos y los sistemas biológicos. Imagine un murciélago; los murciélagos navegan y cazan usando ecolocación. Emiten pulsos de sonido y escuchan los ecos resultantes para determinar la distancia y la dirección de sus presas. Es fácil calcular una distancia de esta forma porque el sonido viaja a una velocidad constante: sólo se necesita dividir entre dos el tiempo de retraso entre el eco y la señal emitida para conocer la distancia. Los murciélagos tienen un conocimiento previo que les permite calcular la distancia y, hasta cierto punto, se podría decir que la cognición de los murciélagos incluye este simple algoritmo matemático; así, representa una verdad del mundo.

Los murciélagos calculan la dirección de sus presas determinando cuál de sus oídos percibió primero el eco. Gracias a los dobleces en sus orejas, éstos pueden determinar su posición vertical según el ángulo en que el eco las golpeó. Con un objeto pequeño, el sonido rebota con menor intensidad que con un objeto grande; ya que los murciélagos tienen conocimiento previo sobre el tamaño de presas ideales, la intensidad del eco determinará si un murciélago interpretará un eco como señal de comida. Los sonidos que emiten los murciélagos son de alta frecuencia, muchas veces imperceptibles al oído humano. Además, tienen un volumen extremadamente alto: si estuvieran dentro de una frecuencia perceptible por el oído humano, el volumen sería dañino. Queda claro que esto constituye un problema para los murciélagos, por lo que de manera temporal se ensordecen cuando emiten el sonido y posteriormente vuelven a escuchar de forma normal para recibir el eco.

Queda mucho más por decir sobre la biología de la ecolocación de los murciélagos,[7] pero de lo anterior se entiende que estamos tratando con sistemas de entrada (estímulo)/salida (respuesta) que se pueden describir con condiciones. Por ejemplo, la localización horizontal al cazar se caracteriza de la siguiente forma:

Si (P1: el oído izquierdo percibe primero el estímulo)
entonces (Q1: baja el ala izquierda y alza el ala derecha)

Los murciélagos están diseñados, como los robots, para procesar la entrada de información y generar una respuesta. Al hablar sobre murciélagos podemos decir que procesan información sobre el mundo exterior para desplazarse y

[7] J. D. Altringham, *Bats: Biology and behavior*, Oxford University Press, Oxford, 1999; R. Axelrod, *The evolution of cooperation*, Basic Books, Nueva York, 1984.

cazar. Esa información se procesa con sistemas condicionales y la relación entre las entradas y los sistemas que procesan la información nos muestran alguna realidad sobre el mundo exterior. Cabe señalar que esa "información" se refiere a la relación funcional entre una entrada y un sistema. Si un sistema está diseñado para recibir este estímulo (es decir, para tener una respuesta condicional), entonces el estímulo es informativo; si no, es vacío. La información no es algo que existe en el mundo y que se captura, sino una consecuencia del diseño.

Los murciélagos, a diferencia de los robots, no tuvieron un ingeniero o un diseñador que los construyera intencionalmente para que cacen polillas. Por eso, para explicar el diseño de la vida orgánica necesitamos una explicación que no recaiga en ningún tipo de agente creador: la teoría de la evolución resuelve este problema.

Breve introducción a la teoría de la evolución

Darwin se interesó por la diversidad y la variedad de los seres vivos. Observó que varios rasgos de las especies parecían tener un propósito, como si estuvieran diseñados para llevar a cabo una tarea específica; Darwin quería entender esta observación. Su explicación fue la teoría de la evolución por medio de la selección natural.[8]

La perspectiva darwinista supone que los organismos están inmersos en una lucha por la vida. Los organismos se enfrentan a numerosos problemas que afectan su supervivencia así como sus oportunidades de reproducirse. Sin embargo, sus rasgos heredables les pueden ayudar a resolver estos problemas y, si son exitosos, estos rasgos serán heredados a sus descendientes. Debido a que los rasgos varían entre los individuos —de tal forma que un individuo es capaz de resolver un reto o una situación de forma más efectiva que otros—, algunos organismos tienen mayor éxito que otros. Aquellos individuos con una variación del rasgo más adecuada para resolver los problemas que se presentan a lo largo de la lucha por la vida tienen una mayor posibilidad de sobrevivir y de reproducirse que los individuos con variaciones menos adecuadas; gradualmente la "mejor" variación se convierte en la dominante en la población porque esa característica es heredable. Siempre y cuando el problema sea un aspecto estable del entorno, esta variación alcanzará la fijación.

Los problemas de supervivencia y reproducción generan presiones de selección que a su vez generan variaciones particulares. La selección natural es,

[8] Darwin también estableció la selección sexual como un tipo especial de selección natural en la que la ecología de la reproducción sexual genera presiones claves para la selección. De hecho, a la selección sexual se le llama en algunas ocasiones *selección dependiente del sexo.* Véase J. Carranza, "Defining sexual selection as a sex-dependent selection", *Animal Behaviour*, 77, 2009, pp. 749-751; T. Clutton-Brock, "Sexual selection in males and females", *Science,* 318, 2008, pp. 1882-1885.

por tanto, una consecuencia económica de la interacción entre los problemas de supervivencia y reproducción y los rasgos heredables. Aquellos rasgos seleccionados se pueden llamar *adaptaciones.* La propia formulación de Darwin sobre la selección natural de adaptaciones se descompone en un número de principios fundamentales. Primero, el principio de que hay una lucha por la vida; esta idea se originó a partir de la lectura de Darwin de *An essay on the principle of population* (1798) de Malthus, en el que se habla sobre las consecuencias de tasas geométricas de reproducción que dependen de recursos finitos que, en el mejor de los casos, sólo se incrementan gradual y linealmente. Malthus predijo que el incremento de la población sobrepasaría los recursos y entonces sería frenada por hambrunas, enfermedades y guerras.[9] El segundo principio es el de la variación de rasgos. De las catástrofes que predice Malthus, algunos individuos emergerán y continuarán sus vidas. Los rasgos que les permitan sobrevivir pasarán a futuras generaciones, que es el tercer principio: la herencia. Darwin reúne los tres principios en el siguiente pasaje de *El origen de las especies*:[10]

> Si en condiciones variables de la vida los seres orgánicos presentan diferencias individuales en casi todas las partes de su estructura —y esto es indiscutible—, si hay, debido a su progresión geométrica, una rigurosa lucha por la vida en alguna edad, estación o año —y esto, ciertamente, es indiscutible—, considerando entonces la complejidad infinita de las relaciones de los seres orgánicos entre sí y con sus condiciones de vida, que hacen que sea ventajosa para ellos una infinita diversidad de estructura, constitución y costumbres, sería el hecho más extraordinario que no se hubiesen presentado nunca variaciones útiles a la prosperidad de cada ser, del mismo modo que se han presentado tantas variaciones útiles al hombre. Pero si las variaciones útiles a un ser orgánico ocurren alguna vez, los individuos caracterizados de este modo tendrán seguramente las mayores probabilidades de conservarse en la lucha por la vida y, por el poderoso principio de la herencia, tenderán a producir descendientes con caracteres semejantes. A este principio de conservación o supervivencia de los más adecuados [aptos] lo he llamado *selección natural.*

El origen de las especies se publicó el 24 de noviembre de 1859 y el impacto de su elegante proceso de selección se sintió de inmediato. Darwin había logrado explicar el diseño de los organismos sin necesidad de una mano oculta, de un

[9] Actualmente, la tensión que Malthus señala entre el incremento de la población y los recursos no se considera el único tipo de lucha. En términos más técnicos, lo que atrajo la idea de Malthus fue la noción de la supervivencia diferencial y la reproducción dentro de una población; T. Malthus, *An essay on the principle of population*, Penguin, Londres, 1798/1985.

[10] C. Darwin, *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, Penguin, Londres, 1859/1985. [C. Darwin, *El origen de las especies por medio de la selección natural,* trad. Antonio de Zulueta, Catarata/CSIC/UNAM/AMC, México, 2009, p. 138.]

gran diseñador, y lo demostró con base en un estudio detallado y exhaustivo de la historia natural. Lo que hacía falta, sin embargo, era una teoría de la herencia: ¿cómo se heredaban rasgos de una generación a la siguiente, de tal forma que la selección pudiera llevarse a cabo?

Muchas biografías de Darwin[11] señalan que no había leído el artículo de Mendel sobre herencia particulada, publicado un par de años antes que *El origen*. Sólo podemos especular sobre cómo Darwin habría usado este artículo. Cabe señalar que Darwin no fue el único en ignorarlo: el trabajo de Mendel con guisantes y otras plantas, así como su noción de la herencia, fue ignorado hasta que en el siglo XX los cromosomas se convirtieron en el foco de atención de la investigación sobre la herencia.[12] Entonces en 1953, cuando se descubrió la estructura y el carácter del ADN, los autores de este importante artículo señalaron, al final y de forma sucinta, que su descubrimiento tendría cierto impacto en las teorías de la herencia.[13] En ese momento la genética había madurado.

Los genes codifican proteínas[14] de tal forma que producen rasgos; los genes varían en cuanto a la expresión de rasgos; los genes son heredables. Además, los genes se pueden alterar por medio de la mutación,[15] y de esta forma los rasgos llegan a variar.[16] Monod describió la evolución como un proceso de azar y necesidad.[17] Cuando se produce una mutación benéfica, que representa una ventaja en la lucha por la vida, la selección se encarga de reproducirla y, finalmente, de fijar el rasgo en una población; todo mediante un proceso aleatorio.

Durante la década de 1960 se hicieron trabajos teóricos que demostraron que la selección al nivel genético era ideal para explicar los efectos de la evolución. Los genes se pudieron conceptualizar como funcionalmente eternos, reprodu-

[11] D. C. Dennet, *Darwin's dangerous idea: Evolution and the meanings of life*, Allen Lane, Londres, 1995.

[12] E. F. Keller, *The century of the gene*, Harvard University Press, Cambridge, 2000.

[13] J. D. Watson y F. H. C. Crick, "A structure for deoxyribose nucleic acid", *Nature,* 171, 1953, pp. 737-738.

[14] En realidad, los genes codifican para cadenas polipeptídicas (véase recuadro 1.2), que a su vez se transforman en proteínas y enzimas (que son una subcategoría de las proteínas) y otros genes controlan la expresión de otros genes.

[15] En este capítulo sólo hablo de la mutación para facilitar la lectura. Sin embargo, existen otros sucesos aleatorios que pueden originar nuevas variantes. Por ejemplo, debido a la naturaleza aleatoria de la distribución de genes durante la formación de gametos, es posible que los genes (o alelos) tengan muy poca o demasiada representación dentro de una población. Se conoce como *deriva genética* a las alteraciones en la frecuencia de alelos causadas al azar y no por selección natural. Queda claro que la deriva genética puede cambiar los rasgos disponibles en una población y esto es como el cambio evolutivo. Sin embargo, cabe mencionar que esos genes aún están sujetos a presión selectiva. La recombinación, el efecto fundador y la hibridación también originan nuevas variantes; M. Ridley, *Evolution*, Blackwell, Oxford, 2004.

[16] El resultado más probable de una mutación es neutral; después, un resultado negativo, y el resultado menos probable de una mutación es uno benéfico.

[17] J. L. Monod, *Chance and necessity: An essay on the natural philosophy of modern biology*, Random House, Nueva York, 1972/1988.

ciéndose a lo largo de las generaciones mientras la selección natural lo permitiera. La adaptación se definió como un rasgo que le permite a sus genes subyacentes incrementar su frecuencia en el acervo genético. Dawkins explica lo anterior en su libro *The selfish gene*.[18] A partir de entonces, se entendió que los genes son egoístas y buscan reproducirse por medio de los vehículos que los cargan. Si la réplica de los genes sucede cuando éstos generan rasgos que hacen egoístas a los organismos, la selección se encargará de reproducirlos. Si es benéfico para los genes producir organismos que cooperen para conseguir recursos, entonces los genes que propicien la cooperación serán los seleccionados. Ninguna parte de la teoría del gen egoísta insinúa un comportamiento egoísta en los organismos que tienen esos genes.

Esta innovación teórica tuvo consecuencias fructíferas. Primero, se ha podido discernir entre explicaciones bioquímicas de genética molecular y discusiones sobre las funciones de los genes en las que es útil hablar de *genes para* algún rasgo en particular.[19] Segundo, permite que los genes se piensen como estrategas y que sus estrategias se piensen como rasgos que producen cambios en la frecuencia de los genes a lo largo del tiempo. En el análisis final, una ciencia biológica completa producirá la bioquímica completa, pero la biología evolucionista puede avanzar sin este conocimiento. Estas consecuencias se expresaron matemáticamente en los términos de la teoría de juegos evolucionista.[20] Al entender los rasgos como estrategias competitivas, se podían construir modelos que mostrarían qué rasgos se fijarían con el tiempo, de tal forma que no cambiarían por la llegada de una nueva estrategia mutante, incluso si otras estrategias pudieran sobrevivir en la población (llamadas *estrategias evolutivamente estables;* véase recuadro I.1).

La bioquímica de los genes sí tiene un impacto teórico. Los genes se entienden con mayor claridad si se describen como fragmentos de ADN. Así, su función es construir cadenas polipeptídicas, que después se convierten en enzimas o proteínas; o controlar la expresión de otros genes. Durante la síntesis de proteínas, el ADN se desdobla, varios tipos de RNA transcriben y traducen el código, lo cual produce una cadena polipeptídica (véase recuadro I.2) que se pliega para formar una proteína. En la fórmula ahora clásica, se entiende que la información sólo transita en una dirección: de ADN hacia proteína. No hay información que transite desde la proteína (o de ningún otro paso intermedio del proceso) de

[18] El libro de Dawkins resume de forma efectiva la obra canónica de George C. Williams, William H. Hamilton, John Maynard Smith y Robert L. Trivers, como él reconoce abiertamente. R. Dawkins, *The selfish gene*, Oxford University Press, Oxford, 1976.

[19] D. Haig, "The gene meme", en A. Grafen y M. Ridley (eds.), *Richard Dawkins: How a scientist changed the way we think,* Oxford University Press, Oxford, 2006, pp. 50-65.

[20] J. Maynard-Smith, *Evolution and the theory of games*, Cambridge University Press, Cambridge, 1982.

regreso al ADN. En otras palabras, el ADN no puede ser afectado por los pasos subsecuentes del proceso. Esto se conoce como el *dogma central de la biología molecular*.[21]

El dogma central disipa de forma eficaz una idea que se conoce como *lamarckismo:* la teoría de la herencia de caracteres adquiridos formulada por Jean-Baptiste Lamarck. Si la información sólo se transmite en un sentido para que se sinteticen proteínas y se construyan rasgos, entonces lo que le suceda a ese rasgo en una etapa posterior del desarrollo no tiene efecto en los genes, que son el sustrato de la herencia. Así, los descendientes de un halterófilo no nacerán con músculos más grandes como consecuencia del entrenamiento de su padre. Si el hombre es un halterófilo exitoso, entonces es probable que tenga genes que permitan un gran desarrollo de los músculos. Sus descendientes podrían heredar esos genes y si entrenan también podrían ser similares a su padre en ese aspecto, pero sólo han heredado la *predisposición* a desarrollar sus músculos de cierta forma.

Como hemos visto, la evolución biológica depende de los genes, y el dogma central es un aspecto fundamental. Los cambios evolutivos son consecuencia de una mutación, y esta variación se tiene que seleccionar. Otros tipos de cambios se pueden observar a lo largo del tiempo y se puede incluso hablar de otras nociones de herencia. Por ejemplo, si los hijos del halterófilo heredaran también su gimnasio, esto sería un factor importante en el desarrollo de sus músculos. Los nietos del halterófilo y las generaciones subsecuentes también heredarían el gimnasio, de tal forma que el rasgo de grandes músculos se volvería estable dentro de la población. Si las generaciones de gente que entrena sus músculos son favorecidas de alguna forma, tal vez porque tener grandes músculos les permite adquirir más recursos por medio de la agricultura, entonces los descendientes de esta familia incrementarán su frecuencia relativa. Si este rasgo es necesario, entonces podrían llegar a dominar la población.

Dickins y Dickins[22] tratan este tipo de cambio e indican una diferencia entre herencia intrínseca y herencia extrínseca. La herencia del gimnasio es extrínseca, en tanto que no es parte de los descendientes. Los genes que codifican un desarrollo muscular relativamente mayor en respuesta al ejercicio se heredan de forma intrínseca, en tanto que son parte de los descendientes. Así, los descendientes son el último eslabón en una larga cadena de vehículos que estos alelos han usado para replicarse. Si los descendientes heredaran el gimnasio pero no los alelos que permiten el desarrollo muscular, entonces no tendrían el éxito que antes se describe. Si los descendientes heredaran los alelos pero no el gimnasio, es probable que tampoco logren el éxito antes descrito, pero tienen el potencial para hacerlo si las

[21] F. H. C. Crick, "Central dogma of molecular biology", *Nature,* 227, 1970, pp. 561-563.
[22] Dickins y Dickins, *op. cit.,* n. 4.

RECUADRO I.1. EVOLUCIÓN Y TEORÍA DE JUEGOS

El dilema del prisionero es uno de los juegos más conocidos en la teoría evolucionista. En su forma original, el juego se realiza en una prisión. Dos prisioneros planean escapar, pero las autoridades sospechan de su plan y deciden interrogarlos por separado. Las autoridades no tienen evidencia concreta, por lo que deciden ofrecerle un trato a cada uno de los prisioneros: si confiesan su plan de escape, los tratarán bien e incluso reducirán sus sentencias. Sin embargo, si ambos prisioneros deciden negar la existencia del plan, éste estaría a salvo y aún tendrían la posibilidad de escapar, aunque esto conlleve ciertos riesgos. Cada prisionero debe decidir entre cooperar con el otro permaneciendo callado o traicionar al otro confesando el plan. Ambos deben considerar los costos y beneficios. Si uno decide cooperar con el otro, pero éste confiesa ante las autoridades, será el perdedor y no recibirá nada por su esfuerzo. Si los dos deciden confesar el plan —traicionarse—, entonces las autoridades los castigarán a ambos, pero la condena sería reducida, pues las regulaciones premian la capacidad de darse cuenta cuando se está haciendo algo malo, incluso cuando se está en prisión.

El dilema del prisionero es un juego de cooperación y la simple versión mencionada trata sobre cooperación en un juego de un solo movimiento estratégico, en el que cada jugador tiene un solo turno. La cooperación es un rasgo observable en muchas especies y biólogos evolucionistas han trabajado para entender cómo esta conducta se convierte en una estrategia estable dentro de una población. La intuición del lector, mientras leía el párrafo anterior, probablemente le sugirió que el prisionero debería traicionar a su compañero y confesar el plan. Incluso si ambos permanecen callados, intentar escapar conlleva riesgos, pero confesar asegura una condena reducida o incluso la libertad.

Axelrod y Hamilton usaron el dilema del prisionero para mostrar la dinámica de teoría de juego subyacente en la cooperación natural. El cuadro 1 es una versión de la matriz de pagas original que usaron en su importante artículo. Representa las pagas de dos posibles situaciones en un juego de un solo turno. En otras palabras, cada jugador puede tomar tan sólo una decisión, cooperar o traicionar, y la matriz esquematiza las consecuencias. Los valores de la matriz se pueden pensar como la aptitud biológica que gana el jugador A. La aptitud se podría medir de forma directa en términos de cantidad de descendientes o de forma indirecta en términos de recursos útiles que posteriormente mejorarán la aptitud.

Situación 1

Si el jugador B siempre coopera con A y A también coopera con B, entonces A aumenta su aptitud por 3. Pero si A traiciona a B entonces incrementa su aptitud por 5: entonces, si B siempre coopera, a A le conviene traicionar.

Cuadro 1. *El juego del dilema del prisionero*

		Jugador B	
		Situación 1	*Situación 2*
		Coopera	Traiciona
Jugador A	Coopera	R = 3 Recompensa por cooperación mutua	P = 0 Paga del perdedor
	Traiciona	T = 5 Tentación de traicionar	C = 1 Castigo por traición mutua

La paga *[pay-off]* para el jugador A se muestra con valores numéricos.
Fuente: Basado en R. Axelrod y W. D. Hamilton, "The evolution of cooperation", *Science*, 211, 1981, pp. 1390-1396.

Situación 2

Si el jugador B siempre traiciona y A coopera, entonces la aptitud de A no sufre ningún cambio. Si A traiciona, incrementa su aptitud por 1: entonces, si B siempre traiciona, a A le conviene traicionar.

La conclusión es que sin importar cuál sea la decisión del otro jugador, a A le conviene traicionar. Esto significa que la cooperación no es lo que se conoce como una estrategia evolutivamente estable (EEE). Si existiera una población de cooperadores, una mutación traidora se reproduciría rápidamente. Además, esta estrategia sería la mejor respuesta para sí misma y para cualquier otra estrategia, y por lo tanto sería invencible. La traición es una EEE, por lo que una mutación cooperadora no sobreviviría. Los valores son ejemplos. Sin embargo, usando la notación de la matriz (cuadro 1) podemos expresar las condiciones necesarias para mantener la EEE de la siguiente forma:

$$T > R > C > P \text{ y } R > (T + P) / 2$$

Si dos individuos juegan una sola vez, en un juego de un solo turno, entonces traicionar siempre es la mejor respuesta. Traicionar es también la mejor opción si se sabe el número de interacciones por adelantado. Una vez que se llega al último turno, un individuo debería traicionar (piense en el último turno como un turno único); esto significa que confesar es también la mejor opción en el penúltimo turno y en el anterior y el anterior hasta llegar al primero. Pero si la serie de encuentros continúa y parece no tener fin, o existe una posibilidad, no importa qué tan pequeña *(w)* sea, de que los individuos se encontrarán otra vez, entonces se pueden generar estrategias y encuentros más complejos.

Axelrod[a] puso esto a prueba en un concurso computacional en el que varios científicos usaron sus estrategias en contra de otros, en contra de sí mismos (sin saberlo) y en contra de estrategias aleatorias de cooperación/traición (que tenían la misma posibilidad de cooperar o traicionar). Los *pay-offs* [pagas] sucedieron como se muestra en el cuadro 1 y se repitieron entre pares de jugadores con $w = 0.99654$.

La estrategia ganadora fue la de *tit-for-tat* [toma y daca o "vengativa no rencorosa"]. Esta estrategia cooperó en el primer turno y en los subsecuentes repitió la última acción de su contrincante. Esto significa que toma y daca se convierte en una estrategia de cooperación basada en la reciprocidad. La estrategia fue exitosa porque castigaba, lo cual disuadía la traición, y perdonaba después de un castigo, lo cual restauraba la cooperación.

Toma y daca fue una EEE siempre y cuando *w* fuera grande.[b] No permitía que una mutación defraudadora se aprovechara. Sin embargo, si emergía una estrategia que siempre defraudara, ésta primero ganaría, sin importar el valor de *w,* pues una estrategia mutante de toma y daca recibiría la paga del primo y no tendría compensación futura. Entonces, ¿cómo es que el toma y daca se convirtió en una EEE en primera instancia? Esa pregunta sigue abierta.

Sin importar cuál sea la respuesta, es un hecho que la estrategia existe en poblaciones naturales. En Costa Rica, Wilkinson[c] estudió murciélagos vampiro *(Desmodus rotundus)* que de forma recíproca se alimentaban unos a otros. Los individuos que no conseguían comida en la noche le rogarían a otros murciélagos que les dieran comida; esta situación se podía después revertir, de tal forma que los beneficiarios se convertían después en altruistas. Los murciélagos pierden peso progresivamente después de su última comida. Si un murciélago que ya se alimentó le cediera tan sólo un porcentaje mínimo de su comida a un murciélago hambriento, esto beneficiaría considerablemente al murciélago hambriento, pues prevendría una pérdida de peso y le generaría un costo mínimo al murciélago que comparte la comida. Esta asimetría entre costo y beneficio es esencial para establecer la estrategia de toma y daca. La regurgitación ocurrió entre murciélagos emparentados, pero también entre individuos sin parentesco que compartieron comida. Además, estos murciélagos fueron compañeros por muchos años, lo que propiciaba oportunidades para la reciprocidad. Se podría decir que los murciélagos actuaban como si sus vecinos fueran parientes.[d]

[a] R. Axelrod, *supra,* n. 7.

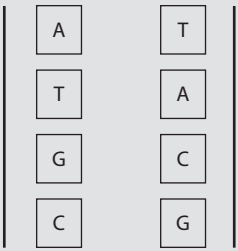
[b] R. Axelrod y W. D. Hamilton, "The evolution of cooperation", *Science,* 211, 1981, pp. 1390-1396.

[c] G. S. Wilkinson, "Reciprocal food sharing in the vampire bat", *Nature,* 308, 1984, pp. 181-184.

[d] R. I. M. Dunbar y S. Schulz, "Evolution in the social brain", *Science*, 317, 2007, pp. 1344-1347.

RECUADRO I.2. ADN

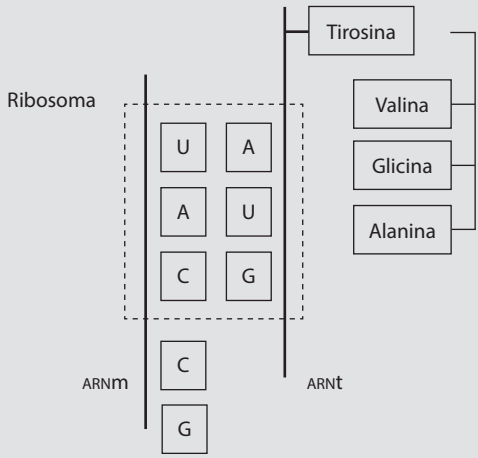
El ADN, o ácido desoxirribonucleico, es la molécula que forma nuestro material genético. El ADN se encuentra en el núcleo de las células y tiene una estructura en doble hélice: dos hebras de azúcar y ácido fosfórico se enrollan una sobre la otra mientras cuatro pares de bases las mantienen separadas: adenina (A), timina (T), guanina (G) y citosina (C). Las propiedades estructurales de las bases provocan que A siempre se empareje con T y G con C:



La estructura basada en la complementariedad de las bases permite que el ADN se replique durante la división celular. La doble hélice se separa en dos hebras cuando se separan los pares de bases y cada hebra atrae posteriormente las bases correspondientes y construye su complemento. Así, se forman dos hélices completas.

El ADN codifica las varias secuencias de 20 aminoácidos que constituyen muchas enzimas y proteínas específicas. El ARN (ácido ribonucleico) también se involucra en el proceso. Un mensaje se descodifica en dos pasos: *transcripción* y *traducción*. La información sólo va del ADN al fenotipo; no puede ir en sentido contrario. Esto se conoce como el dogma central de la biología molecular.

En el proceso de transcripción la secuencia de pares de bases en una de las hebras de la doble hélice se copia en el ARNm (ARN mensajero). El ARNm es monocatenario y tiene una estructura similar a la de la replicación del ADN, excepto porque el uracilo sustituye a la timina de tal forma que A se empareja con U. El ARNm deja el núcleo de la célula, entra al citoplasma y se conecta con los ribosomas, donde se forman las proteínas. El siguiente paso es la traducción en la que el ARNm se traduce en secuencias de aminoácidos. El ARNt (ARN de transferencia) transfiere aminoácidos a los ribosomas; cada molécula de ARNt se corresponde con un aminoácido específico. El ARNt, cargado con su aminoácido correspondiente, se une al ARNm de acuerdo con una secuencia dictada por la secuencia de bases del ARNm mientras el ribosoma se mueve por la hebra de ARNm. Cada uno de los 20 aminoácidos que se encuentran en las proteínas está especificado por un codón constituido por tres bases secuenciales de ARNm. Así, el codón de ARNm GUA atrae ARNt con el codón complementario CAU. Este ARNt transfiere su aminoácido correspondiente, valina, que después se une a una cadena polipeptídica de aminoácidos. El siguiente codón de ARNm, digamos UAC, atrae ARNt con el codón complementario AUG, cuyo aminoácido correspondiente es la tirosina, y así sucesivamente.



La secuencia de aminoácidos determina la conformación inicial y la función de las proteínas.

circunstancias cambiaran. Así, hay una asimetría fundamental que el dogma central presupone. La herencia extrínseca no puede alterar lo que se hereda de forma intrínseca. No hay un verdadero potencial evolutivo en tales sistemas.

La división entre la herencia intrínseca y extrínseca es clave para la biología evolucionista y, como veremos, tiene consecuencias en las ciencias de la conducta. Los partidarios estrictos del dogma central entienden que cualquier cosa fuera de los genes es extrínseca, incluso productos de genes o modificaciones en el nivel de la expresión genética. Las estrategias que los genes generan son fundamentales para su selección: los genes viven o mueren a causa de estas estrategias; pero las estrategias nunca hacen cambios en los genes, por lo que las estrategias no cambian en generaciones subsecuentes.

Plasticidad y evolución

A partir de la discusión anterior se podría suponer que los biólogos evolucionistas piensan que los genomas contienen todas las respuestas a la ecología[23] que un organismo podría necesitar. En cierto sentido esto es cierto, como expuse en la primera sección de este capítulo, pero hay que matizar esta afirmación y detallar los argumentos.

Los genomas son capaces de lidiar con una ecología específica, pero eso puede significar cualquier cosa, desde la producción de respuestas rígidas y fijas hasta la habilidad de aprender. En 2001 se publicó el primer genoma humano y los científicos se sorprendieron al observar que consistía de entre 20 000 y 25000 genes funcionales,[24] porque otros organismos más simples tienen genomas similares o incluso más grandes. Por ejemplo, los nematodos *(Caenorhabditis elegans)* tienen un genoma de 20000 genes funcionales,[25] organizado en seis cromosomas. Sin embargo, se puede decir que los organismos más simples son así a fuerza de las limitantes de sus nichos ecológicos. Los nematodos viven en la tierra en entornos templados y se alimentan de bacterias que encuentran en vegetación en descomposición. Hacen mucho menos y explotan un tipo específico de recursos.

[23] El término *entorno* designa todo aquello que está afuera de otra cosa, lo que rodea a algo. El término *ecología* designa la parte del entorno que esa cosa está diseñada para usar. Así, el ojo humano, por un proceso de selección natural, percibe sólo una región del espectro electromagnético, y esta región, el espectro visible, constituye su ecología visual. El espectro electromagnético es una parte del entorno compartido por humanos y todas las especies de aves. Entonces, el término *ecología* es evolucionista, *entorno* no lo es. Los científicos de la conducta que hablan sobre efectos ambientales probablemente no tienen un enfoque evolucionista.

[24] J. C. Venter, M. D. Adams, E. W. Myers *et al.*, "The sequence of the human genome", *Science,* 291, 2001, pp. 1304-1351.

[25] *C. elegans* Sequencing Consortium, "Genome sequence of the Nematode *C. elegans:* A plataform for investigating biology", *Science*, 282, 1998, pp. 2012-2018.

Para estos fines, la selección natural ha construido en el genoma todas las soluciones (o muchas de ellas) para los problemas ecológicos relevantes. De acuerdo con esta descripción de la complejidad, organismos más complejos tienen un nicho ecológico más amplio, así como una variación ecológica mayor de un día al siguiente. La cantidad de información en un amplio nicho ecológico es grande y sería difícil que la selección natural la incorporara a un genoma mientras genera, al mismo tiempo, un desarrollo coherente. Así, en el caso de organismos más complejos, conocidos usualmente como especies generalistas, como las ratas o los humanos, esto puede ser computacionalmente imposible de manejar al nivel del genoma. Entonces, la solución ha sido crear mecanismos que almacenen información fuera del genoma y permitan el aprendizaje. Entre éstos se encuentran mecanismos epigenéticos y tejido nervioso, especialmente cerebros.

Los psicólogos saben que el cerebro almacena muchos más bits de información que el genoma humano.[26] Regresaremos a la psicología de causas próximas más adelante, pero por ahora debemos señalar que los mecanismos de aprendizaje, que toman en cuenta aspectos específicos de la ecología, fueron seleccionados. Esto permite una gran flexibilidad y la totalidad de la estrategia generalista que caracteriza a los humanos y que explica su gran dispersión en el planeta.

La biología evolucionista se interesa cada vez más por los mecanismos epigenéticos.[27] La epigenética como disciplina se interesa por el desarrollo de los organismos, de tal forma que contribuye a debates y teorías sobre cómo los organismos llegan a su forma adulta. No es estrictamente una teoría evolucionista, sino el estudio de causas próximas relacionadas con el desarrollo. Sin embargo, muchos investigadores piensan que los procesos epigenéticos tienen consecuencias en la forma en que entendemos la evolución.

Epigenética significa literalmente "sobre la genética", lo cual implica que hay algo que opera por encima de la herencia genética que ya se ha discutido en este capítulo. Además, los investigadores en este campo usualmente hablan de la noción de herencia epigenética que a primera vista parece ser un proceso lamarckiano. La idea central es que la expresión de los genes se llega a afectar por factores extrínsecos y que a veces estos efectos se pueden generar sin que la secuencia de ADN, que constituye los genes en cuestión, sufra cambios. Por ejemplo, Jablonka y Lamb[28] indican que las células del hígado, riñones, piel, etc., tienen ADN idéntico, pero, aunque sean iguales, producen células hijas de su mismo tipo, de tal forma que las células de la piel producen células de piel aunque su ADN tiene el potencial de producir células de otros tipos. Jablonka y Lamb pien-

[26] S. Pinker, *How the mind works*, Allen Lane, Londres, 1997.

[27] E. Jablonka y M. Lamb, *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*, MIT Press, Cambridge, 2005.

[28] *Idem*.

san que factores extrínsecos como los sistemas de herencia epigenéticos afectan la expresión genética. Estos sistemas incluyen: los que alteran las funciones del ARN y por lo tanto la transcripción, los que alteran el empacamiento de ADN y los que unen grupos alquilos con citosina.

Para los científicos conductistas estos sistemas de herencia epigenética podrían parecer irrelevantes. Crews[29] llama a estos sistemas *epigenética molecular*, la cual contrasta con la epigenética molar que surgió de un interés por el funcionalismo dentro de la psicología. Crews describe cómo la psicología comparada se interesó por la interacción de los efectos de los genes y otros sistemas biológicos con el entorno y cómo estas interacciones produjeron conductas típicas en ciertas especies, conductas que se desarrollan desde la concepción hasta la muerte. Al hacer lo anterior, Crews también describió el origen de la epigenética en el debate sobre preformación, que comenzó con Aristóteles.[30]

Queda claro que la epigenética molar depende en algunos momentos de los efectos moleculares. Cuando los psicólogos funcionales se interesan por los efectos particulares del entorno (y por tanto, ecológicos) en el desarrollo, deben asumir que el efecto ambiental que estudian actúa como un estímulo para el organismo y afecta su desarrollo. Como podemos observar en el trabajo sobre los efectos del cuidado materno en la respuesta al estrés de sus descendientes (véase recuadro I.3), parece que los mecanismos epigenéticos permiten que los organismos rastreen aspectos cambiantes (pero importantes) de la ecología a lo largo de las generaciones sin tener que alterar su ADN de forma irreversible. En momentos riesgosos, como en el ejemplo del cuidado materno, es útil incrementar la susceptibilidad de la respuesta al estrés. Así, los mecanismos epigenéticos procesan información y resuelven problemas del organismo y, por lo tanto, se pueden pensar como candidatos para la selección.

Debido a que es posible que los factores extrínsecos generen nuevas variaciones en la forma como se pueden arrastrar a lo largo de generaciones, aumentando su frecuencia por medio de la herencia epigenética, éstos aparentan ser cambios evolutivos. Sin embargo, de acuerdo con las definiciones anteriores, no lo son. El dogma central de la biología molecular permanece intacto porque no hay cambios en el ADN. A nivel genético, no hay selección; podemos pensar en los mecanismos epigenéticos como posibles adaptaciones que se seleccionan para rastrear cambios específicos en la ecología.[31] De hecho, es posible comparar los

[29] D. Crews, "Epigenetics and its implications for behavioural neuroendrocrinology", *Frontiers in Neuroendrocrinology*, 29, 2008, pp. 344-357.

[30] D. J. Depew y B. H. Weber, *Darwinism evolving: Systems dynamics and the genealogy of natural selection*, MIT Press, Cambridge, 1996.

[31] T. E. Dickins y B. J. A. Dickins, "Designed calibration: Naturally selected flexibility, not non-genetic inheritance", *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 2007, pp. 368-369.

RECUADRO I.3. CUIDADO MATERNO Y EPIGENÉTICA

Champagne[a] ha estudiado la bibliografía sobre cuidado materno y herencia epigenética. Se ha trabajado mucho con modelos de roedores, en los que se ha investigado el papel que tiene el acicalado (acicalar y lamer) en el desarrollo de las crías. Se ha demostrado que las crías de ratón a las que no se les permite tener un número normal de interacciones con sus madres, posteriormente acicalan menos a sus propias crías. En pocas palabras, la estrategia materna se hereda. En ratas longevas la frecuencia con la que las madres acicalan a sus crías es distinta en cada individuo, pero es una conducta individual estable; también se hereda a las descendientes, de tal forma que las hijas de madres que las acicalaron con poca frecuencia, también se convierten en madres que acicalan con poca frecuencia. Estudios de crianza han indicado que esta herencia no es genética, sino que se modifica por la conducta. Así, parece que esto se puede explicar con epigenética molar, por lo que es importante examinar los resultados de Champagne en detalle:

Algunos de los núcleos cerebrales se asocian con la activación de cuidados maternos; sin embargo, el área preóptica medial en el hipotálamo parece ser crucial. A diferencia de madres que acicalan frecuentemente, las ratas en periodo de lactancia que acicalan con poca frecuencia tienen baja recepción de oxitocina en el área preóptica medial. La oxitocina es un neurotransmisor que se relaciona con la reducción de la inhibición social y con la facilitación de relaciones filiales. Champagne señala que la introducción experimental de antagonistas de la recepción de oxitocina redujo el acicalado en hembras que previamente tenían una alta frecuencia de acicalado.

La dopamina mesolímbica desempeña una parte importante en el acicalado. El nivel de dopamina incrementa antes del acicalado en las hembras con alta frecuencia; se libera en el núcleo accumbens. La cantidad de dopamina liberada es proporcional al tiempo que la madre acicalará, y cuando termina el nivel de dopamina regresa a la normalidad. En las madres de baja frecuencia no hay un incremento sustancial de dopamina y la conducta tiene una duración corta. La hipótesis actual sostiene que las neuronas receptoras de oxitocina regulan esta respuesta mesolímbica y generan diferencias individuales entre madres en términos de cuidado materno.

El acicalado afecta la respuesta ante el estrés en las crías. El eje hipotalámico-hipofisario-adrenal (HPA) genera lo que a veces se conoce como una respuesta pasiva al estrés. El factor liberador de corticotropina (CRF) se sintetiza, almacena y se libera por neuronas en el hipotálamo, en particular en el núcleo paraventricular. Otras neuronas en el cerebro, que responden a estímulos de miedo, estimulan a estas neuronas hipotalámicas para que secreten CRF en un vaso sanguíneo local. Posteriormente, éste viaja a la glándula pituitaria, que contiene receptores de CRF, donde promueve la secreción de corticotropina (ACTH). La ACTH es una hormona "clásica" y se distribuye por todo el torrente sanguíneo; se dirige a la distante glándula suprarrenal donde estimula la síntesis de un tipo de hormonas conocido como *corticosteroides*.

Los corticosteroides se liberan de la corteza suprarrenal. Los corticosteroides se relacionan con la respuesta ante una amenaza y ayudan a movilizar la energía al liberar glucosa almacenada. Es decir, transforman las proteínas (de los músculos y otros tejidos) en aminoácidos que luego se usan en el hígado para sintetizar glucosa en momentos críticos. Esta energía se dirige a sitios necesitados. Los corticosteroides también causan la liberación de ácidos grasos, que son una fuente de energía.

La liberación de corticosteroides de la glándula suprarrenal manda una señal inhibitoria de regreso al hipocampo, que a su vez inhibe la actividad del núcleo paraventricular. Cuando esta retroalimentación funciona de manera correcta sólo se producen suficientes corticosteroides para eliminar la amenaza o para sacar al organismo de la situación estresante. Si el sistema no funciona bien, se pueden

[a] F. A. Champagne, "Epigenetic mechanisms and the transgeneretional effects of maternal care", *Frontiers in Neuroendocrinology,* 29, 2008, pp. 386-397.

producir efectos neurotóxicos, así como una respuesta prolongada ante el estrés sin que exista una amenaza.

Champagne señala que las crías de madres que acicalan con poca frecuencia tienen una respuesta particular de HPA: mantienen un nivel elevado de ACTH y de corticosterona incluso después de que se ha retirado una amenaza. Estas crías también presentan una reducción de receptores de glucocorticoides en el hipocampo y un incremento de CRF hipotalámico; esto provoca que les sea difícil regular los corticosteroides una vez que se ha retirado la amenaza. Así, la respuesta al estrés se prolonga y puede tener efectos neurotóxicos. Las crías a las que se les acicala con menor frecuencia tienen un nivel relativamente más alto de corticosteroides después de la exposición a una amenaza. Es bien sabido que esto tiene efectos en la conducta, como la reducción de la exploración y el incremento de la inhibición. En pocas palabras, ocasiona una depresión conductual.

Las diferencias individuales en la actividad hipotalámica que se asocia con acicalado de alta o baja frecuencia se pueden observar en las crías de madres que acicalan con alta o baja frecuencia, de tal modo que las crías de madres de baja frecuencia presentan relativamente una menor síntesis de receptores de oxitocina en el periodo posterior al parto. Las crías de madres de baja frecuencia también tienen una baja recepción de estrógeno. El estrógeno normalmente incrementa la expresión del gen receptor de oxitocina; durante el parto, las crías usualmente están expuestas a altos niveles de estrógeno, que incrementa la síntesis de receptores de oxitocina. La baja receptividad de estrógeno en las crías de madres de baja frecuencia es similar a la que se observa en ratones que no presentan una copia funcional de receptor de estrógeno alfa, que está involucrado en la expresión del gen, de tal forma que causa una reducción en la capacidad del estrógeno de afectar esa expresión. En las crías de madres de baja frecuencia la expresión del receptor de estrógeno alfa es relativamente menor a la de crías de madres de alta frecuencia, lo cual potencialmente afectará la actividad de la oxitocina en el área preóptica medial. Además, a partir de experimentos de crianza se ha observado que la alteración a la expresión del gen es afectada por el cuidado materno posnatal: las madres de baja frecuencia de acicalado causan una reducción en el nivel del receptor de estrógeno en el área preóptica medial de hipotálamo. Esto se ha asociado con un alto nivel de metilación en varios sitios de la región promotora del receptor de estrógeno alfa.

Las madres estresadas exponen a sus crías, cuando aún están en el útero, a niveles elevados de glucocorticoides, por lo que las crías, a su vez, tienen niveles elevados de corticosterona plasmática y CRF y su ARNm en la amígdala. Esto resulta en depresión de la conducta, como se señaló anteriormente. Es normal que madres de alta frecuencia que experimentan estrés en las últimas semanas del embarazo tengan conductas relacionadas con la baja frecuencia de acicalado, que se asocian con una reducción en la acción de la oxitocina hipotalámica. La relación entre el estrés y la baja frecuencia de acicalado aún no se sabe, pero la baja frecuencia induce los efectos antes mencionados.

En resumen: los cuidados maternos poco frecuentes afectan la expresión de un gen que es crucial para el desarrollo de la neurobiología del cuidado materno; de tal forma que la frecuencia del cuidado materno es heredable. El efecto del cuidado materno es alterar la respuesta pasiva ante el estrés en las crías; mediante la herencia epigenética, el tipo de respuesta se puede heredar a numerosas generaciones. La metilación no es reversible y hay evidencia de que conductas posnatales, como el enriquecimiento social, pueden revertir el linaje de cuidados maternos poco frecuentes de vuelta al cuidado materno frecuente al atenuar la respuesta del eje HPA. De esta forma, el organismo (la madre) puede reaccionar al entorno y preparar a sus descendientes para un futuro similar al suyo, sin tener la necesidad de provocar cambios irreversibles. Esta es una forma de aprendizaje transgeneracional, no un cambio evolutivo.

mecanismos epigenéticos con cerebros, pues ambos están diseñados para aprender sobre aspectos específicos de la ecología y para responder ante ellos. No se sabe si el aprendizaje epigenético es más flexible que el aprendizaje neutral; queda claro que los mecanismos epigenéticos afectan el desarrollo del cerebro. En este sentido, tal vez podríamos llamar *precerebro* a los mecanismos epigenéticos.

Aptitud, sociobiología y la teoría de la historia de vida

La aptitud biológica es un concepto que se usa mucho en la biología evolucionista y tiene al menos cinco acepciones.[32] La más relevante para este capítulo es la que se denomina, según Dawkins, *aptitud clásica;* ésta se originó en la disciplina de la ecología. La aptitud clásica (que llamaremos aptitud) es una propiedad de un organismo individual y se define como "el producto de la supervivencia y la fecundidad".[33] En términos simples, entre más logre un individuo sobrevivir y reproducirse, más apto es. De hecho, la aplicación empírica de esta definición usualmente se conoce como "contar bebés". Entonces, la aptitud contiene la dinámica fundamental que Darwin describió al formular la evolución por medio de la selección natural: los rasgos sólo se fijan por medio de una reproducción exitosa y entre más progenie tenga un individuo más copias habrá de sus genes en el acervo genético. Dawkins[34] discute las limitaciones de este concepto y dice lo siguiente:

> Idealmente podríamos contar el número de descendientes vivos después de un gran número de generaciones. Pero si esta medida "ideal" se lleva a sus últimas consecuencias lógicas, sólo puede tener dos resultados: todo o nada. Es decir, en un futuro muy lejano habrá dos posibilidades: todas las personas vivas serán mis descendientes o ninguna persona lo será [...] Si yo soy descendiente de un individuo que vivió hace millones de años, seguramente usted también es su descendiente. La aptitud de cualquier individuo que vivió hace mucho, que se mide con base en la cantidad de sus descendientes vivos actuales, es cero o total.

A pesar de esta advertencia, es mensurable la aptitud de un organismo dentro de cierto periodo; así, podemos observar si sus conductas fueron exitosas en términos evolutivos y, además, determinar si las estrategias de los genes son aptas. La aptitud tiene un lugar importante en la ciencia evolucionista de la conducta, que se puede observar en el desarrollo temprano de la sociobiología. So-

[32] R. Dawkins, *The extended phenotype: The long reach of the gene,* Oxford University Press, Oxford, 1983.
[33] *Ibid.,* p. 183.
[34] *Ibid.,* p. 184.

ciobiología es un término que acuñó Wilson[35] para designar la unión entre la biología de causas próximas, la ecología conductual, la etología y otras disciplinas. Wilson estudió varias innovaciones teóricas de la biología evolucionista y notó que las explicaciones en el nivel genético eran más exitosas. Wilson también entendió que las conductas sociales eran una tierra fértil para "nuevas" explicaciones evolucionistas y en particular estudió el problema del altruismo. Si los genes se debían entender como replicadores egoístas, entonces ¿por qué se seleccionó el altruismo? El altruismo es, por definición, un acto que aumenta el bienestar de otro individuo a expensas del bienestar propio. En términos de aptitud, un acto altruista individual aislado es malo para el altruista y bueno para el beneficiario.

Las primeras explicaciones del altruismo se centraron en la selección de parentesco. Debido a que entre parientes se comparten algunos alelos, invertir en un pariente constituye una inversión proporcional en los genes propios.[36] El coeficiente de parentesco se expresa como *r*. Entre hermanos el coeficiente de parentesco *r* es de 0.5, pues comparten 50% de sus genes; entre un sobrino o sobrina y su tío o tía el coeficiente *r* es de 0.25. Funciona de igual forma con descendientes. Un niño comparte 50% de alelos con sus padres y un abuelo comparte 25% de alelos con sus nietos. Conforme se reduce el parentesco genético, se podría predecir que también se reduce la inversión. Es bien sabido que Haldane dijo, de forma sarcástica, que se metería a un río para salvar a dos hermanos o a ocho primos; así, enunció la lógica de este argumento. Sin embargo, la pregunta fundamental surge cuando conductas altruistas (y por tanto costosas) emergen y se estabilizan en una población: ¿qué circunstancias se deben cumplir para que el altruismo le resulte benéfico a la aptitud? Hamilton fue quien usó la precisión matemática de la teoría de juegos y expresó la relación entre costos, beneficios y parentesco con la siguiente fórmula:

$$C_a < r_{ab} B_b,$$

donde *C* es el costo, *B* el beneficio, *r* el coeficiente de parentesco, *a* el donante y *b* el receptor. Según la regla de Hamilton, el costo para el individuo *a* tiene que ser

[35] E. O. Wilson, *Sociobiology: The new synthesis,* Harvard University Press, Cambridge, 1975/2000.

[36] Mi padre, David Dickins, me enseñó un truco pedagógico muy valioso cuando era más joven. Cuando les preguntas a un grupo de estudiantes cuántos genes tienen en común con los chimpancés, usualmente dan una cifra que va desde 95 hasta 98%. Después, cuando les preguntas cuántos genes tienen en común con sus hermanos o hermanas, contestan sin titubear que comparten 50%. Así, uno concluye que se tiene más en común con un chimpancé que con un hermano. Esto ayuda a retener la atención de los alumnos durante el resto de la discusión. Los alumnos están mezclando dos tipos de similitud genética. Es verdad que tenemos alrededor de 95% del mismo *tipo* de genes que los chimpancés, pero tenemos exactamente 50% de los mismos *alelos* que nuestros hermanos. Ésta es una distinción entre caso y tipo.

menor que el producto del parentesco entre el individuo *a* y el individuo *b* y el valor del beneficio. Así, si yo le genero un beneficio a mi hermano que me genere un costo de una unidad (digamos £1), entonces el beneficio debe ser de más de dos unidades (£2.10):

$$C \text{ (£1 de Tom)} < r\ (0.5)\ B \text{ (£2.10 para Ben)}$$

Esto significa que una conducta altruista se estabilizará en una población cuando el costo del acto se compense por la aptitud indirecta que implica ayudar a un pariente. Si éste no es el caso, entonces la selección no permitirá que tal altruismo se seleccione. La regla de Hamilton indica los parámetros de esta relación.

La selección de parentesco no es suficiente para describir todas las conductas altruistas porque observamos altruismo entre individuos sin parentesco. Hamilton y sus colegas también usaron la teoría de juegos en estos casos, particularmente el dilema del prisionero (véase recuadro I.1). Como hemos visto en este juego, en interacciones de un solo turno se favorece la traición, pero en juegos repetidos en los que no se sabe el número de jugadas puede surgir la estrategia de toma y daca *(tit-for-tat).* La noción de incurrir en un acto que beneficie a otro individuo a expensas del beneficio propio y que en el futuro se devuelva se conoce como *altruismo recíproco*.[37]

Como muestra el ejemplo de los murciélagos vampiro, el altruismo recíproco es, en esencia, un tipo de trueque y prospera cuando el beneficio para el beneficiario es mayor que el costo para el benefactor. Dar una pequeña porción de su comida representa un costo pequeño para el benefactor altruista, pero es muy significativo para la aptitud futura del beneficiario. Esta asimetría supone que la aptitud futura del altruista también se beneficia porque el altruista en un futuro necesitará la ayuda del beneficiario original; por lo tanto, el costo del altruismo inicial es menor al beneficio que el individuo recibirá en el futuro. Con este fin, el altruismo se estabilizará en la población, pues se seleccionará. Ecológicamente hablando, la selección del altruismo necesita de un grado tal de incertidumbre en la adquisición de recursos que cualquier murciélago podría no encontrar alimento.

El problema del altruismo estableció la teoría evolucionista de juegos como una herramienta esencial para determinar la aptitud de estrategias conductuales en pugna. Sin embargo, la aptitud de estrategias exitosas se expresa en términos de la recompensa *(pay-off)* en un periodo largo de tiempo. Esto no captura la naturaleza dinámica de "estrategias vividas" a lo largo de la vida de un organismo.

[37] R. L. Trivers, "The evolution of reciprocal altruism", *The Quarterly Review of Biology*, 46, 1971, pp. 35-57.

El problema lo atiende la teoría de historia de vida, que también se originó en la disciplina de la ecología.[38]

La teoría de historia de vida supone que los organismos buscan optimizar su aptitud. La aptitud no se optimiza en un juego de un solo turno. Los organismos se desarrollan hasta alcanzar la adultez, se reproducen, envejecen y mueren.[39] A lo largo de estas etapas, los organismos tienen acceso a diferentes tipos y cantidades de recursos (porque hay cambios en las condiciones ecológicas) que pueden invertir en su aptitud; tienen que decidir qué, cuándo y cuánto van a invertir. Estas decisiones son el resultado de estrategias seleccionadas naturalmente.

Estratégicamente, es posible que los organismos intenten retrasar la muerte y así ganar más tiempo para reproducirse o alterar el comienzo de la fecundidad (aquí, "fecundidad" designa la cantidad de descendencia y no la capacidad biológica de reproducirse). Así, a lo largo de la vida de un organismo la maximización de la aptitud es cambiante y se puede entender como una serie de intercambios *(trade-offs)* energéticos.[40] En estos intercambios se debe decidir entre reproducción actual o futura; cantidad o calidad de descendientes, y apareamiento o inversión parental.

La investigación sobre el tamaño de puestas en poblaciones de aves arroja un buen ejemplo de tales intercambios. Cada huevo representa un polluelo en potencia y, por tanto, un adulto reproductor en potencia. Así, un huevo es una inversión en aptitud futura para la pareja que lo produce. Cada huevo también representa un número de costos: producirlos genera costos energéticos y por tanto nutricionales; cada polluelo representa aún más inversión energética en términos de alimento, que se tiene que equilibrar con el esfuerzo de alimentarse a sí mismos; entre más huevos y polluelos se tienen, más se tienen que dividir los recursos. Los recursos son limitados y se encuentran en distintas cantidades según la ecología, de tal forma que, de acuerdo con las circunstancias, uno espera observar diferentes decisiones.

David Lack[41] probablemente fue el primero en examinar el problema del tamaño de puestas en estos términos. Su hipótesis inicial fue que el número de

[38] S. C. Stearns, *The evolution of life histories,* Oxford University Press, Oxford, 1992.

[39] La teoría de la historia de vida explica por qué los organismos envejecen y, por tanto, mueren. (Véase T. B. L. Kirkwood, "The origins of human ageing", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 352, 1997, pp. 1756-1772.) En pocas palabras, para que un organismo mantenga un cuerpo tiene que invertir energía. Si esta inversión llevara a un mantenimiento perfecto, entonces cualquier inversión energética extra no alteraría el mantenimiento y, por tanto, se desperdiciaría. En este punto, tendría sentido redirigir esta inversión a la reproducción e incrementar la aptitud. Así, al organismo le conviene que el cuerpo envejezca para destinar recursos a la reproducción. Esto se conoce como *teoría del soma desechable.*

[40] H. S. Kaplan y S. W. Gangestad, "Life history theory and evolutionary psychology", en D. M. Buss, *The Handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Nueva York, 2005, pp. 68-95.

[41] D. Lack, "The significance of clutch size", *Ibis,* 89, 1947, pp. 302-352.

polluelos que sobrevivieran tendría una relación lineal e inversa con el número de huevos en una puesta. Si el tamaño de la puesta se incrementaba, el número de polluelos sobrevivientes sería menor. Esto sería la consecuencia de recursos limitados y de la división de los recursos entre los polluelos.

La observación casual de aves silvestres indicaría que la hipótesis de Lack era correcta y de hecho algunos experimentos con la manipulación del tamaño de puestas parecían respaldarlo.[42] Sin embargo, al parecer hay complejidades que Lack pasó por alto. Boyce y Perrins[43] reportaron un estudio de 4 489 puestas de carbonero común *(Parus major)* que se llevó a cabo durante 22 años en un bosque de Oxfordshire. Descubrieron que las puestas en promedio tenían 8.53 huevos, pero que las puestas con 12 huevos tenían la mayor tasa de supervivencia de polluelos. Además, los resultados de experimentos de manipulación del tamaño de las puestas donde se incrementaron por tres mostraron nuevamente que en las puestas de 12 huevos había mayor supervivencia de polluelos. Aparentemente, los carboneros comunes podrían haber puesto más huevos, lo cual contradice la hipótesis inicial de Lack.

Boyce y Perrins[44] mostraron algunas conjeturas erróneas de la hipótesis de Lack. Primero, los carboneros comunes viven en promedio tres años (aunque el más viejo que se ha reportado, de acuerdo con el British Trust for Ornithology, tenía 14 años). Se empiezan a reproducir al año y llegan a producir más de una nidada en cada temporada. Así, los carboneros comunes pueden producir entre dos y cuatro puestas antes de morir; si se reducen la depredación y otros riesgos, producen muchas más. Esto significa que deben elegir entre invertir en su puesta actual o en puestas futuras. La elección de una puesta actual en detrimento de la posibilidad de una futura alterará el resultado de la hipótesis inicial de Lack y provocará que el tamaño de la puesta varíe de acuerdo con la riqueza de recursos de la ecología, la habilidad de los adultos para capturar dichos recursos y su habilidad para comenzar una nueva nidada después de que la primera haya crecido. También existe el problema de la calidad de descendientes. Es posible que, si la cantidad de recursos lo amerita, se produzcan menos huevos y menos polluelos para mejorar su calidad individual; de esta forma es más probable que estos polluelos logren reproducirse. Así, es posible que se conceda la cantidad para conseguir una mejor calidad. Entonces, la cantidad de polluelos que sobreviven no es la mejor medida de aptitud; es mejor medir el éxito reproductivo de los hijos del individuo.

Como podemos ver en estos ejemplos de aves, la teoría de historia de vida

[42] S. C. Stearns, *supra,* n. 38.

[43] M. S. Boyce y C. M. Perrins, "Optimizing Great Tit clutch size in a fluctuating environment", *Ecology,* 68, 1987, pp. 142-153.

[44] *Idem.*

sostiene que la tarea de un organismo es capturar energía y usarla para mantenerse a sí mismo y para reproducirse.[45] Esta tarea resulta en una concesión fundamental, la de elegir entre reproducirse actualmente o en el futuro; así, sólo hay tres posibles resultados: no hay reproducción actual (se retrasa la reproducción), se distribuye la energía entre la reproducción presente y la futura o toda la reproducción se concentra en el presente y el organismo muere posteriormente. Todos estos resultados son observables en poblaciones naturales.

La estrategia de retrasar la reproducción es rara y generalmente es la consecuencia de la escasez de recursos. Por ejemplo, la malnutrición en jóvenes anoréxicas provoca que se interrumpa la menstruación y que el cuerpo invierta los recursos disponibles en sostener la vida;[46] así, queda claro que existen mecanismos que impiden la fecundidad. Cabe mencionar que en poblaciones en crisis económicas, como la de Adís Abeba en Etiopía, la tasa de fecundidad (1.9) va en declive y se encuentra actualmente por debajo del nivel de remplazo.[47]

Los salmones del Pacífico *(Oncorhynchus spp.)* desovan en sus ríos natales: las hembras producen miles de huevos y los depositan en camas para que después los fertilicen los machos. A lo largo de su arduo viaje de retorno desde el océano hasta estos ríos de agua dulce, los salmones agotan tanto sus reservas de lípidos y hacen un esfuerzo somático tal, que muchos adultos no sobreviven al viaje. El desove marca el final del ciclo de vida adulto y después de varios días los adultos mueren. Éste es un caso de fecundidad temprana total.

Distribuir la energía entre la reproducción presente y futura es el patrón normal de fecundidad en humanos y muchas otras especies; como los carboneros comunes. Esta estrategia varía de un individuo a otro y gran parte de esa variación es el resultado de respuestas facultativas o condicionales a la ecología. La bibliografía sobre el embarazo adolescente constituye un excelente ejemplo de estudio de caso de estos efectos.

El embarazo adolescente comúnmente se define como aquel que ocurre antes de cumplir 18 años. El Reino Unido tiene la mayor tasa de embarazos adolescentes de toda Europa Occidental. En 2007, en Inglaterra, 41.7 de cada mil adolescentes entre 15 y 17 años de edad concibieron, y 50.6% abortaron.[48] Las adolescentes de un estrato socioeconómico bajo tienen una probabilidad cuatro veces mayor

[45] H. S. Kaplan y S. W. Gangestad, *supra,* n. 40.

[46] J. L. Chan y C. S. Mantzoros, "Role of leptin in energy deprivation states: Normal human physiology and clinical implications for hypothalamic amenorrhea and anorexia nervosa", *Lancet,* 366, 2005, pp. 74-86.

[47] Una tasa de fecundidad de 1.9 significa que cada 100 madres producen 190 hijos; usualmente el nivel de remplazo se marca en 2.2 (E. Gurumu y R. Mace, "Fertility decline driven by poverty: The case of Addis Ababa, Ethiopia", *Journal of Biosocial Science,* 40, 2008, pp. 339-358).

[48] Estas estadísticas se tomaron del Teenage Pregnancy Unit y están disponibles en línea en <http://www.everychildmatters.gov.uk/teenagepregnancy/>.

de concebir que las adolescentes de familias acomodadas; y es menos probable que las adolescentes más pobres opten por abortar cuando quedan embarazadas.[49] Debido a que el estatus socioeconómico indica condiciones ecológicas, el hecho de que se observen diferencias entre estos grupos nos sugiere que probablemente se hayan adaptado dos distintas estrategias de fecundidad. Es posible que las condiciones ecológicas que enfrentan estas adolescentes provoquen que comiencen su reproducción a una edad temprana, que favorezcan la reproducción actual. Así, podemos pensar el embarazo adolescente como el extremo de una estrategia de fecundidad temprana.

Existen varias teorías que explican qué provoca que las hembras tengan fecundación temprana. Estas teorías sugieren que las hembras, a partir de aspectos informativos particulares del entorno, prevén cómo será el futuro. Si a partir de estas pistas las hembras prevén una trayectoria pobre o incierta, el desarrollo se apresura y estas hembras tienen una rápida historia de vida. Lo anterior provoca que las hembras desarrollen cuerpos más pequeños y destinen recursos a su fisiología reproductiva para poder tener conductas reproductivas a una edad más temprana.[50] Al parecer, las pistas provocan el desarrollo.

Un factor que acelera el desarrollo es la ausencia del padre. Belsky, Steinberg y Draper[51] proponen que el apego familiar tiene una relación con el juicio sobre los futuros posibles. En particular, ven la pubertad como el principio de la independencia de un individuo: los individuos se preparan por medio de la pubertad para ser adultos sexuales. De acuerdo con Belsky *et al.*, si se perciben riesgos en el entorno de los infantes, es más probable que éstos alcancen la pubertad a una edad temprana. Así, observaron que es más probable que hijas de hogares de madres solteras alcancen la menarquia a una edad temprana respecto de aquellas que provienen de hogares con ambos progenitores. La lógica subyacente es que la ausencia del padre puede significar una falta de recursos; así, la decisión óptima es empezar la reproducción cuanto antes, mientras se es saludable. Hay otros riesgos, además de la ausencia del padre, que también tienen este efecto.

Chisholm[52] analizó esta teoría social y de desarrollo psicológico en el contexto de la teoría de historia de vida; de tal forma que él entiende la pubertad temprana (que es la consecuencia de riesgos en el entorno) como una estrategia para

[49] E. Lee, S. Clements, R. Ingham y N. Stone, *A matter of choice? Explaining national variation in teenage abortion and motherhood,* The Joseph Rowntree Foundation, York, 2004.

[50] K. Hawkes, "On life-history evolution", *Current Anthropology,* 35, 1994, pp. 39-41; K. Hill, "Life history theory and evolutionary anthropology", *Evolutionary Anthropology,* 2, 1993, pp. 78-88.

[51] J. Belsky, L. Steinberg, P. Draper, "Childhood experience, interpersonal development, and reproductive strategy: an evolutionary theory of socialization", *Child Development,* 62, 1991, pp. 647-670.

[52] J. S. Chisholm, "Attachment and time preference: Relations between early stress and sexual behaviour in a sample of American university women", *Human Nature,* 10, 1999, pp. 51-83.

optimizar la aptitud. De acuerdo con Belsky *et al.,* hay varias conductas sexuales tempranas determinadas por decisiones psicológicas (e inconscientes); así, aparentemente la menarquia es una decisión psicológica. Belsky *et al.* también indican que el riesgo no es el único factor. Por ejemplo, sugieren que la edad de la menarquia materna es un factor importante.

Existen varios estudios[53] que indican que cierto número de mujeres jóvenes toman decisiones conscientes sobre la edad de su fecundidad con base en las ventajas de una reproducción temprana. Parece que hay un número de embarazos adolescentes planeados; las mujeres jóvenes que provienen de un estrato socioeconómico bajo con altos riesgos se dan cuenta de que el mejor momento para reproducirse es ahora y no en el futuro. En parte, esto se debe a que nunca serán tan saludables y jóvenes como en el presente, pero también se debe a que pueden pedir el apoyo de sus padres. Entonces las mujeres jóvenes en entornos más pobres tienen una mayor probabilidad de destinar esfuerzo y recursos a la reproducción temprana.[54] Recientemente, en una ampliación del argumento de Belsky *et al.,* Nettle, Coall y Dickins[55] mostraron que dos factores, la falta de inversión paterna y un bajo peso al nacer, promueven que la población británica tome la decisión de tener una fecundidad más temprana.

La teoría de historia de vida ayuda a los científicos a explicar y predecir los patrones conductuales y de variación de rasgos de una población. Entender qué respuestas puede generar la ecología de un organismo es muy provechoso y ayuda a guiar preguntas futuras sobre las causas próximas de alguna conducta. Así, la teoría de historia de vida es fundamentalmente una "caja negra" que se aplica en el estudio de las causas próximas que resultan en la optimización de la aptitud. No es necesario hacer conjeturas sobre estas causas cuando hablamos sobre los beneficios para la aptitud que resultan de estrategias conductuales particulares; podemos estar seguros de que existen causas que resultan en conductas que evolucionaron estratégicamente y, una vez que existe evidencia de la optimización de la aptitud, estas causas se convierten en el principal foco de atención de la psicología evolucionista.

[53] S. Cater y L. Coleman, *"Planned teenage pregnancy": Perspective of young parents form disadvantaged backgrounds,* Joseph Rowntree Foundation y Policy Press, Bristol, 2006; E. Lee *et al., supra,* n. 49.

[54] T. E. Dickins, "Evolutionary health psychology", *Health Psychology Update,* 15, 2006, pp. 4-10; M. Wilson y M. Daly, "Life expectancy, economic inequality, homicide, and reproductive timing in Chicago neighbourhoods", *British Medical Journal,* 314, 1997, pp. 1271-1274.

[55] D. Nettle, D. A. Coall y T. E. Dickins, "Birthweight and paternal involvement affect the likelihood of teenage motherhood: Evidence from the British National Child Development Study", *American Journal of Human Biology,* 22, 2010, pp. 1583-1591.

Psicología evolucionista

En términos simples, la psicología evolucionista es la aplicación de la teoría de la evolución a la psicología. Históricamente, la mentalidad evolucionista resultó en la aparición de la psicología comparada y muchos psicólogos modernos usan modelos animales para explicar conductas; muchas veces generalizan sus conclusiones para incluir conductas humanas. Sin embargo, desde hace algunos años la psicología evolucionista se ha asociado con una escuela de pensamiento que surgió en el laboratorio de Leda Cosmides y John Tooby en la Universidad de California en Santa Bárbara. Esta escuela quería explicar en un nivel cognitivo los descubrimientos importantes de la sociobiología mediante el estudio de causas próximas.

Como hemos visto, la teoría de juegos nos ayuda a entender los parámetros de selección del altruismo cooperativo. Una vez que la cooperación surge en una población, llegan a coexistir otras estrategias, incluyendo la traición. Esto no significa que la estrategia de traicionar le gane necesariamente a la de cooperar, pues cooperar es una estrategia evolutivamente estable. Pero la existencia de una EEE no impide el surgimiento de otras estrategias y es posible que se observe más de una EEE dentro de una población.[56]

Traicionar funciona de distintas formas dentro de una población que es cooperativa en su mayoría. Por ejemplo, la sociopatía se puede pensar como un ejemplo de estrategia en la que la traición encarna en una variable estable de personalidad.[57] Los individuos sociopáticos dependen de que otro individuo coopere en su primera interacción para después traicionarlo. Después de cierto tiempo, los sociópatas crean una reputación y tienen que cambiar de población. La sociopatía es una estrategia parasítica de historia de vida y, sin embargo, también es evolutivamente estable. Otra forma más común en que la traición ocurre en una población es la casualidad. Si suponemos que los individuos quieren optimizar su aptitud, también podemos suponer que traicionarán si tienen la oportunidad de hacerlo sin que nadie se dé cuenta. Intuitivamente podemos predecir que dentro de poblaciones modernas grandes, como la nuestra, hay numerosas ocasiones en que podemos tener interacciones aisladas con otras personas. Si un individuo tiene esta oportunidad, es probable que traicione. Incluso, es posible que estas situaciones sean tierra fértil para traidores y que estén reguladas por leyes estrictas cuando los costos potenciales sean elevados.

[56] Véase J. Maynard-Smith, *supra,* n. 20.

[57] D. Nettle, "The evolution of personality variation in humans and other animals", *American Psychologist,* 6, 2006, pp. 622-631; L. Mealey, "The Sociobiology of sociopathy: An integrated evolutionary model", *Behavioral and Brain Sciences,* 18, 1995, pp. 523-541.

Recuerdo una ocasión que estaba en Francia de vacaciones. Una amiga y yo habíamos manejado desde el Reino Unido en su carro, que tenía el volante del lado derecho. Ella manejaba y yo estaba en el asiento del copiloto. Antes de incorporarnos a una autopista, nos acercamos a una caseta que estaba de mi lado. Como éramos recién llegados, sólo teníamos billetes de alta denominación y yo los estaba revisando mientras nos acercábamos a la caseta. El hombre de la caseta dijo algo en francés y vi que en la pantalla aparecieron 10 francos. Le di un billete y él dijo algo que no pude entender. Al mismo tiempo presionó el interruptor, la luz se puso en verde y la barrera se levantó, de tal forma que mi amiga arrancó antes de que yo recibiera el cambio. Sólo perdí 10 francos, pero recuerdo que estábamos molestos. El hombre se había aprovechado de mi mal francés, de mi desconocimiento de sus billetes y de que mi amiga estuviera fijándose en el camino para traicionarnos en el contexto de la estrategia cooperativa de dar mantenimiento a las autopistas francesas. También sabía que nunca lo volvería a ver porque claramente me alejaba de su ubicación. Fue una defraudación perfecta.

No sólo nos molestó la pérdida de dinero, sino también mi ingenuidad. Al hablarlo, quedó claro que yo fui el que debió decirle a mi amiga que estábamos esperando recibir cambio. Ambos concluimos que yo debí percibir que había una posibilidad de que nos embaucaran en esta situación. Los dos sentimos que se había violado un contrato social.

Cosmides y Tooby proponen que, como respuesta ante la posibilidad de ser embaucados de la forma que antes describí, en los humanos evolucionaron mecanismos psicológicos que les permitieron darse cuenta de cuándo están en una situación vulnerable.[58] En otras palabras, Cosmides y Tooby proponen que los seres humanos tienen mecanismos psicológicos que detectan la posibilidad de traición. Estas estrategias fueron seleccionadas porque reducen costos y optimizan la aptitud.

Cosmides y Tooby coinciden con mi amiga y yo en que consideramos que la cooperación entre individuos es una forma de contrato social. El individuo *a* acepta hacer *x* para el individuo *b* con la condición de que en el futuro *b* haga *y* por *a.* Ésta es la lógica detrás de la estrategia de toma y daca: si me rascas la espalda, yo rascaré la tuya. Esta estructura es condicional. Para poder identificar una traición, uno debe preguntarse si la regla condicional, el contrato social, se está cumpliendo o violando.

[58] L. Cosmides, "The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task", *Cognition,* 31, 1989, pp. 187-276; L. Cosmides y J. Tooby, "Cognitive adaptations for social exchange", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Toobey, *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture,* Oxford University Press, Oxford, 1992, pp. 163-228.

Hay mucha bibliografía que habla sobre la habilidad de detectar violaciones en argumentos condicionales y una buena parte se centra en la tarea de selección de Wason [TSW]. Wason desarrolló una prueba basada en la selección de cartas para determinar si la gente intenta falsificar o verificar una regla condicional cuando se le pide que compruebe la veracidad de la regla.[59] El interés de Wason surge a partir del criterio de demarcación de Karl Popper, criterio que busca demarcar la ciencia de lo que no lo es; Wason quería saber si la falsificación era una habilidad natural humana. La tarea de Wason se presenta en la figura 1.2.

La TSW consiste en distintas variantes de un problema central basado en cuatro cartas marcadas que sólo se pueden ver de un lado. En la versión original, dos de las cartas estaban marcadas con letras (una tenía una vocal, otra tenía una consonante) y las otras dos estaban marcadas con números (una tenía un número par y la otra uno impar). La tarea era decidir cuál de las tarjetas se tenía que voltear para comprobar que la siguiente regla fuera veraz: "Si una tarjeta tiene una vocal de un lado, entonces tiene un número par del otro lado". La forma lógica de comprobar la regla es intentar falsificarla volteando la tarjeta marcada con una vocal y la tarjeta marcada con un número impar. Si la tarjeta con la vocal tiene un número impar en la parte posterior, entonces la regla es falsa; si la tarjeta con el número impar tiene una vocal en su parte posterior, entonces nueva-

FIGURA 1.2a. *La tarea de selección de Wason: versión abstracta.*

Tarea: ¿Qué carta se necesita voltear para verificar que se cumpla la siguiente regla? "Si una carta tiene una vocal de un lado entonces del otro tiene un número par."

Respuesta: A y 7.

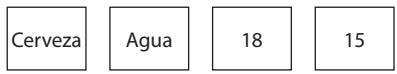


FIGURA 1.2b. *La tarea de selección de Wason: versión social.*

Tarea: Usted trabaja en un bar. Cada una de las tarjetas representa un cliente en el bar. Cada carta tiene marcada la edad del cliente de un lado y la bebida que el cliente ordenó del otro lado. ¿Qué carta se necesita voltear para verificar que se cumpla la regla siguiente? "Si una persona bebe alcohol, debe tener al menos 18 años."

Respuesta: Cerveza y 15.

FUENTE: Basado en el trabajo de L. Cosmides, "The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task", *Cognition,* 31, 1989, pp. 187-276.

[59] P. Wason, "Reasoning", en B. M. Foss, *New horizons in psychology,* Penguin, Harmondsworth, 1966, pp. 135-151.

mente se concluye que la regla es falsa. En promedio, menos de 9% de la gente tomó la decisión correcta en esta versión abstracta de la TSW.[60]

Al parecer la gente experimenta grandes dificultades con el razonamiento condicional abstracto; por esto se ha trabajado para que los problemas sean menos abstractos y faciliten el desempeño de la gente. Cosmides sostiene que poner la TSW en el contexto de un contrato social debería facilitar el desempeño, porque la psicología humana debe tener una preferencia por este tipo de razonamiento. Para comprobar esta hipótesis se hizo una serie de experimentos en los que se usaron contratos sociales y, como se predijo, el desempeño mejoró notablemente: en promedio, la gente tomó la decisión correcta en la tarea y descubrió la posible defraudación. Al parecer, este aspecto de la psicología está diseñado para identificar e interpretar los estímulos de forma específica.

La teoría de juegos nos muestra los parámetros de selección de rasgos particulares. A partir de esto hemos logrado explicar mucho sobre la naturaleza de la cooperación a nivel poblacional. La innovación de Cosmides y Tooby fue darse cuenta de que, para que se estabilice una estrategia, tiene que suceder en el contexto de una psicología específica. En otras palabras, Cosmides y Tooby han trabajado para explicar los mecanismos psicológicos que impiden que exista la traición de un modo tan desenfrenado que amenace la cohesión de un grupo cooperativo. Los sociópatas se ven obligados a viajar constantemente porque la gente se da cuenta de lo que hacen e incluso, si no se les castiga, no logran continuar como parásitos. Debido a la naturaleza de nuestra ecología no podemos saber con seguridad cuántas interacciones tendremos con otros y tampoco si nuestra adquisición de recursos será estable, por lo que normalmente cooperamos para optimizar nuestra aptitud. Además de que sabemos que la cooperación se puede observar en todas las culturas, tenemos evidencia de cómo funciona en el nivel neurológico.[61]

Cosmides y Tooby hicieron más que demostrar que el contrato social facilita el desempeño. También usaron sus experimentos para proponer hipótesis sobre la evolución de la psicología. Primero, sostienen que la especificidad de respuesta en sus experimentos constituye una evidencia en contra de la idea de que la cognición es un sistema general de procesamiento. Su trabajo muestra preferencias y obstáculos para el desempeño. Sus experimentos respaldaron la idea (de la psicología cognitiva) de que la mente está constituida por un número indeter-

[60] J. St. B. T. Evans, S. E. Newstead y R. M. J. Byrne, *Human reasoning: The psychology of deduction*, Lawrence Erlbaum Associates, Hove, 1993.

[61] V. E. Stone, L. Cosmides, J. Tooby *et al.*, "Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 2002, pp. 11531-11536; L. S. Sugiyam, J. Tooby y L. Cosmides, "Cross-cultural evidence of cognitive adaptations for social exchange among the Shiwiar of Ecuadorian Amazonia", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 2002, pp. 11537-11542.

minado de aparatos computacionales con campos de acción específicos (conocidos como módulos) que perciben estímulos particulares y los interpretan de formas específicas.[62] Además, Cosmides y Tooby sostienen que la modularidad tiene sentido desde el punto de vista de la selección natural. La selección resuelve problemas, los particulares de los organismos en el momento de su evolución en el que surgen. Esto significa que la selección construye uno por uno rasgos aislables. La mente se estructura del mismo modo; los mecanismos psicológicos (o módulos) nuevos se añaden cuando la ecología así lo requiere.

Estos últimos argumentos sobre la organización cognitiva son secundarios para la ciencia evolucionista de la conducta. La psicología evolucionista se encarga principalmente de experimentar con seres humanos (o con individuos de otras especies) para mostrar los elementos esenciales de las estrategias condicionales que han resultado de la evolución. Como se verá a lo largo de los capítulos de este libro, esta disciplina ha prosperado desde la época de Cosmides y Tooby.

Conclusión

Este capítulo sólo ha examinado de forma superficial las maneras como se usa la teoría evolucionista en el estudio de la conducta. A lo largo de este capítulo he reafirmado el propósito de usar la teoría evolucionista dentro de las ciencias de la conducta: explicar el diseño. En este proceso se han descrito los mecanismos de la evolución; asimismo, se ha examinado cómo se puede pensar la teoría de historia de vida desde la perspectiva genética y en términos de aptitud y teoría de juegos. La teoría de historia de vida constituye el marco teórico fundamental de la ecología conductista y de la psicología evolucionista.

El tipo de psicología evolucionista que se presentó quizá parezca muy limitado en su enfoque. La psicología, como disciplina, tiene muchos campos de estudio, como la psicología social, del desarrollo, de la salud, clínica, etc. Sólo la psicología cognitiva se encarga de dibujar un modelo de la mente y de las causas próximas que resultan en ciertas conductas. Las demás subdisciplinas se enfocan en la conducta y en causas próximas.

Uno de los problemas clásicos de las ciencias de la conducta es entender la individualización de la conducta y sus causas. Este problema queda resuelto al

[62] T. E. Dickins, "What can evolutionary psychology tell us about cognitive architecture?", *History and Philosophy of Psychology*, 5, 2003, pp. 1-16; R. Samuels, "Evolutionary psychology and the massive modularity hypothesis", *British Journal of the Philosophy of Science*, 49, 1998, pp. 575-602; R. Samuels, "Massively modular minds: The evolutionary psychology account of cognitive architecture", en P. Carruthers y A. Chamberlain, *Evolution and the human mind: Modularity, language and meta-cognition*, Cambridge University Press, Cambridge, 2000, pp. 13-46.

adoptar la teoría evolucionista porque les muestra a los científicos qué es lo que un organismo necesita y qué tipos de mecanismos usa para conseguirlo, aunque no les muestre los detalles de los mecanismos. Así, el proyecto de la psicología evolucionista, como se verá a lo largo de este libro, es más amplio de lo que se incluye en este capítulo: la psicología evolucionista se debe pensar como una unión entre modelos para estudiar poblaciones y la experimentación y teorización de causas próximas.

La psicología evolucionista sostiene que los organismos capturan información de su ecología y entonces se adaptan. Como se dijo al principio del capítulo, un sistema sólo puede usar estímulos informativos porque evolucionó para hacerlo. Lo que nos muestra la genética, la epigenética, la teoría de historia de vida y la psicología evolucionista es que los organismos son una jerarquía de sistemas condicionales que tienen la facultad de responder ante aspectos del entorno en momentos indicados. Hay sistemas que permiten que los cambios se hereden; operan de generación en generación de tal forma que los organismos prevén el futuro.[63] Estos sistemas, como la fisiología y psicología de causas próximas, se pueden calibrar diariamente; del mismo modo en que nuestro robot evade obstáculos nuevos y nosotros detectamos nuevas posibilidades de defraudación. Que la selección natural limite todos estos mecanismos, significa que describe los cambios en la ecología y los parámetros de cambios.

Cuando hablábamos de la teoría de historia de vida y la fecundidad, las distinciones en el nivel poblacional se hicieron con base en el estatus socioeconómico, que es un indicador de las dificultades y los riesgos ecológicos. El argumento era que las hembras en ecologías más riesgosas y escasas optarían por una estrategia de fecundidad temprana y que esto se encarnaría en el desarrollo psicológico. La razón en el nivel evolutivo es que la reproducción temprana bajo estas circunstancias optimiza la aptitud en tanto que el riesgo actual indica que habrá riesgo en el futuro y que, por lo tanto, no es seguro que se logre acumular recursos. Debido a que éste es un método de "caja negra", no se describió en detalle la forma en que se procesa la información, pero definitivamente es algo que la ciencia evolucionista de la conducta debería estudiar. ¿Cómo lo empezaremos a estudiar?

Primero, las hipótesis de Belsky, Steinberg y Draper[64] requieren más trabajo. ¿La menarquia temprana implica también reproducción temprana? Es cierto que *permite* que la reproducción sea más temprana, pero también podría ser el efecto secundario de otros aspectos de la ecología de un estrato socioeconómico bajo. Recientemente Nettle y sus colaboradores[65] han estudiado este problema. Segun-

[63] P. Bateson, D. Barker, T. Clutton-Brock *et al.*, "Developmental plasticity and human health", *Nature*, 430, 2004, pp. 419-421.

[64] J. Belsky *et al.*, *supra*, n. 51.

[65] D. Nettle *et al.*, *supra*, n. 55.

do, cabe señalar que sólo una minoría de adolescentes de estatus socioeconómico bajo queda embarazada a edad temprana. Así, se podría argumentar que las concepciones adolescentes representan sólo el extremo de una estrategia de fecundidad temprana. ¿Qué diferencia a las adolescentes que pertenecen a esta minoría? La psicología tiene una fuerte tradición por investigar las diferencias entre los individuos,[66] por lo que las diferencias de personalidad podrían ser un buen punto de partida.

Nettle sostiene que el modelo de los Cinco Grandes (extraversión, apertura a la experiencia, rectitud, afabilidad e inestabilidad emocional o neuroticismo) revela las estrategias heredables de historia de vida.[67] En su tesis argumenta que en la población emergen estas estrategias por medio de una selección que depende de la frecuencia con que aparece cierto tipo de personalidad.[68] Por ejemplo, como señalé anteriormente, los sociópatas necesitan que los demás miembros de su grupo cooperen para poder traicionar. Una restricción para los sociópatas es el número o la frecuencia de sociópatas en el grupo. Si la frecuencia de sociópatas es muy alta no habrá suficiente población para parasitar, y estarán esperando a desertar y no cooperar. Debido a lo anterior, la sociopatía tiene un límite en la población, nunca puede saturarla aunque sea una estrategia evolutivamente estable. Ésta es la esencia de una selección que depende de la frecuencia con la que aparece una personalidad. Nettle sostiene que los cinco grandes rasgos de la personalidad se observan en la población sólo con cierta frecuencia y representan nichos ecológicos particulares.

El estudio de Nettle sobre el neuroticismo es pertinente en el caso de la fecundidad temprana. Según Nettle, el neuroticismo tiene ventajas particulares, como percibir mejor el peligro e incrementar conductas competitivas. Queda claro que el neuroticismo también tiene desventajas, como el estrés y la depresión. Las madres adolescentes son más perceptivas a los riesgos en su ecología, lo cual resulta en una fecundidad muy temprana. La capacidad perceptiva les da a estas adolescentes una ventaja en términos de su aptitud; por tanto, se puede predecir que se observará más neuroticismo en la población. Además, se ha asociado el embarazo adolescente con la depresión;[69] y también se ha asociado con la desregulación del eje hipotalámico-hipofisarioadrenal, por lo que existe la posibilidad

[66] La investigación de las diferencias entre individuos ha sido una parte fundamental de la psicología desde Darwin porque los científicos han buscado medir las variaciones de rasgos, pues la variación es fundamental para la selección natural.

[67] D. Nettle, "The evolution of personality variation in humans and other animals", *American Psychologist,* 6, 2006, pp. 622-631.

[68] L. Mealey, *supra,* n. 57.

[69] R. Azar, D. Paquette, M. Zoccolillo *et al.,* "The association of major depression, conduct disorder, and maternal overcontrol with a failure to show a cortisol buffered response in 4-month-old infants of teenage mothers", *Biological Psychiatry,* 62, 2007, pp. 573-579.

de explicar el embarazo adolescente mediante la función endocrina del cortisol. La desregulación del cortisol también se asocia con el neuroticismo.[70] Todo lo anterior es heredable, pero también es importante investigar posibilidades epigenéticas.

Asimismo, quedan pendientes preguntas de psicología cognitiva que surgen cuando observamos múltiples respuestas ante distintos razonamientos sobre el futuro. Esto se puede pensar en términos del análisis de las consecuencias futuras y de la preferencia reproductiva por el presente o el futuro.[71] También queda pendiente el estudio de las diferencias genéticas entre hembras con fecundidad temprana y hembras con fecundidad tardía.[72]

Este capítulo le ha presentado al lector varias hipótesis que no se han comprobado. Sin embargo, estas hipótesis son útiles en tanto que han demostrado cómo la ciencia evolucionista de la conducta puede hacerse preguntas (a nivel poblacional) sobre los patrones de conducta entre grupos y dentro de éstos desde la perspectiva de la historia de vida. Este trabajo constituye la base para las investigaciones de psicólogos evolucionistas que se interesen por las causas próximas. Sus preguntas no son muy distintas a las de otros tipos de psicólogos, pero sí se fundamentan sobre una teoría que estudia el diseño y las funciones de las causas próximas. Si una teoría psicológica no tiene sentido cuando se estudia desde la perspectiva de la biología evolucionista, entonces es falsa.

AGRADECIMIENTOS

Ben Dickins, David Dickins, Fatima Felisberti, David Hardman, Barbara Johnson, David Lawson, Rebecca Sear, Max Steuer, Paul Taylor, Richard Webb, Andy Wells y Johnathan Wells mejoraron este capítulo con su escrutinio crítico; estoy muy agradecido por su esfuerzo. Huelga decir que cualquier error de contenido o exposición es mío.

[70] J. M. McCleery y G. M. Goodwin, "High and low neuroticism predict different cortisol responses to the combined dexamethasone-CHR test", *Biological Psychiatry,* 49, 2001, pp. 410-415; L. M. Oswald, P. Zandi, G. Nestadt *et al.,* "Relationship between cortisol responses to stress and personality", *Neuropsycholopharmacology,* 31, 2006, pp. 1583-1591.

[71] A. Strathman, F. Gleicher, D. S. Boniger y C. S. Edwards, "The consideration of future consequences: Weighing immediate and distant outcomes of behavior", *Journal of Personality and Social Psychology,* 66, 1994, pp. 742-752; S. Frederick, G. Lowenstein y T. O'Donoghue, "Time discounting and time preference: A critical review", *Journal of Economic Literature,* 40, 2002, pp. 351-401.

[72] J. Mendle, K. P. Harden, E. Turkheimer *et al.,* "Associations between father absence and age of first sexual intercourse", *Child Development,* 80, 2009, pp. 1463-1480.

II. LA EVOLUCIÓN DE LA COGNICIÓN

Kayla B. Causey y David F. Bjorklund

> $E = Mc^2$. A mi entender, era una ecuación errónea. Tendría que tener una *C* mayúscula en algún sitio. Una *C* de conciencia, sin la cual ni la *E* ni la *M* ni la *c,* que es una constante matemática, podrían existir.
>
> K. Vonnegut, *Breakfast of champions*[1]

Entre otras aptitudes, los humanos se diferencian de los animales porque tienen la habilidad de usar la lengua, de heredar cultura material con precisión y de razonar científicamente. Mientras que otras especies se adaptan a lo largo del tiempo para encarar los retos del ambiente, los humanos han logrado adaptar el mundo para satisfacer sus necesidades, para bien o para mal. A pesar de lo anterior, los biólogos, desde Darwin, han pensado que existe una continuidad entre el funcionamiento mental de animales y humanos. En este sentido, la cognición de una especie como el *Homo sapiens* debería tener características similares a las de especies con las que comparte un ancestro común, como los chimpancés *(Pan troglodytes)* y los bonobos *(Pan paniscus).* Sin embargo, hay discusiones científicas y filosóficas que descartan la continuidad entre la cognición humana y la de los primates.

La autoconciencia (que definimos como "la capacidad natural de representación cognitiva que muestra, de forma explícita o reflexiva, los contenidos —causales— de la mente; estos contenidos se encuentran en el marco psicológico propio y, consecuentemente, en el marco psicológico de los demás")[2] constituye la discontinuidad entre las habilidades cognitivas humanas y las de otras especies.[3] Debido a que los humanos tienen la capacidad de reflexionar sobre experiencias pasadas, imaginar escenarios futuros y examinar necesidades y deseos actuales y futuros, pueden controlar los impulsos que resultan de sus propias representa-

[1] K.Vonnegut, *Breakfast of champions,* Cape, Londres, 1973, p. 247. [K. Vonnegut, *El desayuno de los campeones,* trad. Cecilia Ceriani y Txaro Santoro, Anagrama, Barcelona, 1999, p. 221.]

[2] J. M. Bering y D. F. Bjorklund, "The serpent's gift: Evolutionary psychology and consciousness", en P. D. Zelazo, M. Moscovitch y E. E. Thompson (eds.), *Cambridge handbook of consciousness,* Cambridge University Press, Nueva York, 2007, pp. 597-627.

[3] *Idem.*

ciones del mundo y analizar las consecuencias a largo plazo de sus decisiones.[4] De esta forma, los humanos cambiaron la naturaleza de las presiones selectivas al convertirse ellos mismos en una; así, desarrollaron su cognición social. Ésta es una capacidad única del *Homo sapiens*.

En este capítulo examinaremos la evolución del intelecto y la cognición humanos, considerando las continuidades y discontinuidades entre la cognición humana y la de otras especies animales. Haremos las siguientes preguntas: ¿qué aspectos de la inteligencia humana son únicos?, ¿cuándo evolucionaron las extraordinarias habilidades del ser humano?, ¿cómo pudieron surgir estas habilidades cognitivas de alto nivel (a lo largo de la historia filogenética humana) a partir de habilidades cognitivas de bajo nivel? y ¿por qué evolucionaron estas habilidades de tal forma que dieron lugar al *Homo sapiens*? Aunque respondemos cada una de estas preguntas en distintas secciones, queremos poner énfasis en que estos cuestionamientos no son mutuamente excluyentes y que un recuento completo de la evolución de la cognición humana debería atender todas estas preguntas.

Empecemos por cuestionarnos por qué los humanos tienen la mente que tienen. Respondemos a esta interrogante desde la perspectiva de la psicología evolucionista,[5] que sostiene que la mente humana se ha adaptado a lo largo del tiempo geológico, por medio de la selección natural, para permitir la vida en un grupo social.[6] Hablamos sobre las presiones selectivas únicas que los humanos enfrentaron en su entorno de adaptabilidad evolutiva (EEA) y usamos esta discusión como base para explicar los mecanismos cognitivos propios del ser humano. Después, examinamos investigaciones que explican cómo los procesos psicológicos superiores pueden ser resultado de cambios en procesos psicológicos básicos. En la tercera sección definimos estos procesos, examinamos los que representan continuidades y discontinuidades en la evolución cognitiva y confrontamos autores para determinar cuándo emergieron estos procesos en la historia filogenética humana.

¿Por qué somos tan listos?

No hay una respuesta simple o concreta para esta pregunta y muchos debates científicos han surgido a partir de ella. La figura II.1 ilustra la relación filogenética

[4] P. Boyer, "Evolutionary economics of mental time travel?", *Trends in Cognitive Sciences,* 12, 2008, pp. 219-234.

[5] D. M. Buss (ed.), *The evolutionary psychology handbook,* Hoboken, Nueva Jersey, John Wiley & Sons, 2005; J. Tooby y L. Cosmides, "Evolutionizing the cognitive sciences: A reply to Shapiro and Epstein", *Mind and Language,* 13, 1998, pp. 195-204.

[6] D. F. Bjorklund y A. D. Pellegrini, "Child development and evolutionary psychology", *Child Development,* 71, 2000, pp. 1687-1708.

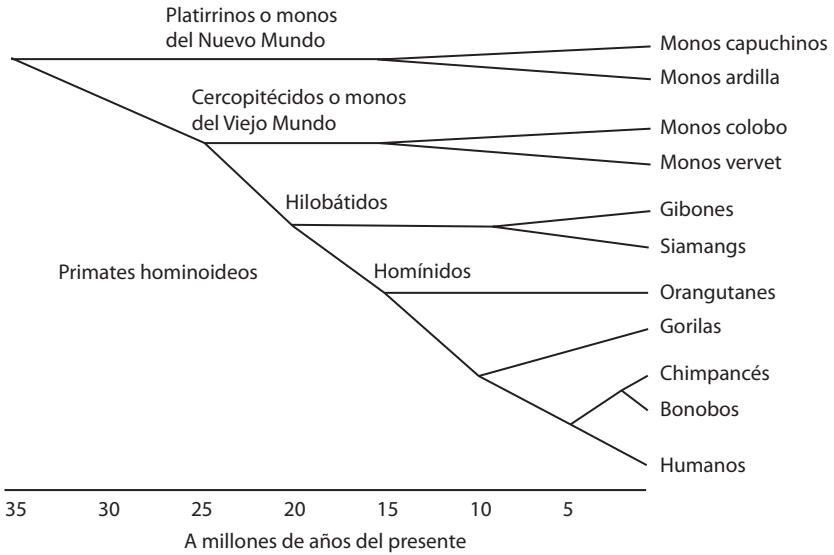


Figura II.1. *Relaciones filogenéticas entre primates existentes.*
Fuente: D. F. Bjorklund y A. D. Pellegrini, *The origins of human nature: Evolutionary developmental psychology,* American Psychological Association, Washington, 2002, p. 139.

entre humanos y algunos primates que aún existen. Los humanos compartieron un ancestro común con los chimpancés y los bonobos hace cinco o siete millones de años; sin embargo, los humanos tienen muchas habilidades cognitivas que no poseen sus parientes primates más cercanos: la lengua, la cronestesia y la capacidad de razonar los deseos y las creencias de otros (incluso si no siempre lo hacemos con exactitud). Hay varias formas de explicar por qué los humanos poseen habilidades cognitivas que sus parientes primates más cercanos no tienen.

Una hipótesis propone que el incremento de la plasticidad y del tamaño del cerebro a lo largo de la evolución de los homínidos les permitió a nuestros ancestros llevar a cabo operaciones cognitivas de forma más eficiente que otras especies, lo cual nos permitió aprender más a lo largo de nuestras vidas.[7] De acuerdo con este punto de vista, tomando en cuenta las leyes básicas de asociación disponibles para todos los animales, desde reptiles hasta humanos, hay una continuidad en el aprendizaje en muchas especies.[8] En otras palabras, la *hipótesis de*

[7] P. H. Harvey, R. D. Martin y T. H. Clutton-Brock, "Life histories in comparative perspective", en B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), *Primate Societies,* University of Chicago Press, Chicago, 1987, pp. 181-196; J. H. Jerison, *Evolution of the brain and intelligence,* Academic Press, Nueva York, 1973.

[8] N. Mackintosh, "Abstraction and discrimination", en C. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of*

inteligencia general sostiene que sólo cambios cualitativos (como la expansión general de estructuras cerebrales y el incremento del poder de cómputo de datos) son responsables de la evolución cognitiva de los homínidos y que la mente humana es un procesador general de experiencias. Los estrictos defensores de este punto de vista no toman en cuenta las diferencias relativas entre la organización cerebral humana y la de primates no humanos; en particular, las diferencias en áreas asociadas con la cognición social.[9]

Una hipótesis opuesta, fundamental para la psicología evolucionista, sostiene que la mente humana es modular, que está constituida por habilidades cognitivas que evolucionaron como respuesta a problemas recurrentes y específicos de adaptación; que produjeron una mente que es cualitativamente diferente a la de otras especies y un procesador rápido y eficiente de información invariable en el entorno.[10] De acuerdo con esta *hipótesis de la modularidad masiva,* la mente humana se puede pensar como una navaja suiza con muchas herramientas especializadas (o módulos) que evolucionaron *de novo* en humanos y que no necesitan funcionar de forma interdependiente.[11] Estos módulos fueron diseñados por la selección natural para funcionar sin tener que experimentar con ellos.

Hay muchas definiciones de módulos y el uso del término varía de acuerdo con el nivel de análisis. Describimos las cuatro formas básicas de modularidad en el cuadro II.1,[12] con base en la forma en que se han explicado en la bibliografía.[13] Cada forma representa un nivel distinto de procesamiento de la información; al parecer, todos son relevantes para entender la evolución cognitiva humana.

Para explicar estos niveles de modularidad, se propone un tercer modelo de la mente en el que los dominios del cerebro tienen una organización jerárquica.[14]

cognition, MIT Press, Cambridge, 2000, pp. 123-143; E. L. Thorndike, *Individuality,* Houghton-Mifflin, Boston, 1911.

[9] Por ejemplo, D. Premack, "Human and animal cognition: Continuity and discontinuity", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 13861-13867.

[10] L. Cosmides, "The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task", *Cognition,* 31, 1989, pp. 187-276; L. Cosmides y J. Tooby, "Origins of domain specificity: The evolution of funtional organization", en L. A. Hirschfeld y S. A. Gelman (eds.), *Mapping the mind: Domain specificity in cognition and culture,* Cambridge University Press, Cambridge, 1994.

[11] J. Tooby y L. Cosmides, "The psychological foundations of culture", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind,* Oxford University Press, Nueva York, 1992, pp. 19-136.

[12] Adaptada de D. C. Geary y K. J. Huffman, "Brain and cognitive evolution: Forms of modularity and functions of mind", *Psychological Bulletin,* 128, 2002, pp. 667-698.

[13] L. Cosmides y J. Tooby, *supra,* n. 10; J. L. Elman, E. A. Bates, M. H. Johnson *et al., Rethinking innateness: A connectionist perspective on development,* MIT Press, Cambridge, 1996; J. A. Fodor, *The modularity of mind,* MIT Press, Cambridge, 1983; L. Krubitzer y K. J. Huffman, "A realization of the neocortex in mammals: Genetic and epigenetic contributions to the phenotype", *Brain, Behavior and Evolution,* 55, 2000, pp. 322-335.

[14] D. C. Geary, *The origin of mind: Evolution of brain, cognition, and general intelligence,* American Psychological Association, Washington, 2005; G. Marcus, *The birth of the mind: How a tiny number of*

Cuadro II.1. *Formas de modularidad*

Forma	*Descripción*
Módulo neuronal	En el nivel más bajo, la modularidad describe la relación entre las regiones sensibles y las partes correspondientes del cuerpo y el entorno. Por ejemplo, las regiones de la corteza somatosensorial que reciben la sensación de los cinco dedos se pueden pensar como un módulo neuronal. Los módulos perciben información limitada sobre el entorno.
Módulo perceptivo	Los módulos perceptivos son los que integran la información de los módulos neuronales; el resultado es una representación más compleja de la interacción del organismo con el entorno. Por ejemplo, la coordinación de los módulos neuronales que representan los dedos resulta en una percepción del objeto que se tiene en la mano.
Módulo cognitivo	En un nivel más complejo de abstracción se forman representaciones significantes a partir de módulos perceptivos. La habilidad de imaginar la manipulación de un objeto que no se está percibiendo constituye un módulo cognitivo.
Módulos funcionacionales	Los módulos de bajo nivel se integran en sistemas afectivos y motivacionales que funcionan para guiar las conductas que incrementarán la reproducción y la supervivencia; por ejemplo al buscar comida y alejarse de enemigos. Para los humanos la integración se hace en una mezcla compleja de sistemas modulares.

Fuente: Adaptado de D. C. Geary y K. J. Huffman, "Brain and cognitive evolution: Forms of modularity and functions of mind", *Psychological Bulletin,* 128, 2002, p. 698.

Los sistemas cerebrales se hacen más complejos como respuesta a la complejidad del entorno; éstos usan módulos existentes de menor nivel, diseñados para procesar información menos compleja, como ladrillos para construir módulos más complejos y de mayor nivel. De esta forma, la información que se procesa a un nivel bajo se integra implícitamente, lo cual permite que emerjan habilidades y cogniciones complejas.

Esta noción de *modularidad suave*[15] contrasta con las nociones de modularidad masiva porque propone que existe una plantilla de intercambio de información entre módulos; así, sugiere una explicación de cómo habilidades específicas son descendientes adaptadas de habilidades generales. A diferencia de la hipótesis de aprendizaje general, la modularidad suave delimita el proceso de apren-

genes creates the complexities of human thought, Basic Books, Nueva York, 2004; G. Marcus, "Cognitive architecture and descent with modification", *Cognition,* 101, 2006, pp. 443-465.

[15] D. C. Geary y K. J. Huffman, *supra,* n. 12.

dizaje; estos límites encauzan la información de tal modo que se pueda procesar adecuadamente.

Aunque en el pasado la *modularidad* y los *módulos* se usaron para describir la organización del cerebro, nosotros pensamos que podrían ser términos obsoletos. El uso persistente de este lenguaje insinúa que hay compartimentalización[16] y que la organización y las funciones del cerebro son sistemas jerárquicos independientes. De acuerdo con Geary, la mente humana está constituida por el cerebro y sistemas cognitivos que se pueden modificar por medio de las experiencias; esto es el resultado de patrones de información variable en el entorno y módulos delimitados (impulsados por genes) que evolucionaron como respuesta a patrones de información invariable.[17] Para presentar la descripción más precisa de estos mecanismos usamos sistemas de resolución de problemas. Algunos son afectados por la experiencia y otros son más limitados. Usamos el término *dominio* cuando distinguimos distintos tipos de estímulos, como el social del ecológico.

Distintos tipos de problemas requieren distintos tipos de soluciones

Las mentes de los organismos, producto de la selección natural, son capaces de resolver problemas. Como una computadora, la mente debería evolucionar para recibir o detectar los estímulos de su entorno que sean relevantes para su reproducción y supervivencia (identificación de problemas), debería tomar decisiones (medios) y producir la respuesta conductual apropiada (fin).[18] Así, las características del mecanismo capaz de resolver problemas dependerán de las variaciones que tengan los problemas que el organismo encuentre en su entorno. Podemos proponer cómo actúan las estructuras y funciones de la mente humana si identificamos el tipo de entorno en el que nuestros ancestros sobrevivieron y se reprodujeron.

La eficiencia de un sistema de procesamiento de información dependerá de la variabilidad de la información del entorno. En particular, los sistemas implícitos deberán evolucionar en situaciones donde el entorno del organismo es relativamente invariable a lo largo del tiempo. Los sistemas implícitos involucran respuestas rápidas y económicas, incluso en detrimento de la precisión de estas

[16] Véase J. A. Fodor, *The modularity of mind,* MIT Press, Cambridge, 1983.

[17] D. C. Geary, *Male, female: The evolution of human sex differences,* American Psychological Association, Washington, 1998; D. C. Geary, *The origin of mind: Evolution of brain, cognition, and general intelligence,* American Psychological Association, Washington, 2005; D. C. Geary y K. J. Huffman, *supra,* n. 12.

[18] J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 11.

respuestas,[19] y la detección de estímulos debería estar limitada de tal forma que la información que el mecanismo debe procesar sí sea invariable. Es decir, si el organismo necesita procesar ciertas características invariables del entorno, entonces ese organismo deberá tener sistemas de procesamiento de información que limiten su atención y guíen sus decisiones y conductas de tal forma que éstas sean eficientes.[20] Esta heurística económica[21] resulta en conductas que son "suficientes": no siempre son precisas, pues procesan y manipulan una cantidad limitada de información. Para los humanos, estas limitaciones de información resultan muchas veces en errores sistemáticos de juicio cuando la gente infiere cosas sobre una situación evolutiva nueva basándose en conocimiento *intuitivo* o *sabiduría popular,* que evolucionó en una ecología natural.[22]

Por ejemplo, basándose en la heurística disponible, la mayoría de la gente predecirá cuál será la probabilidad de un suceso con base en la frecuencia con la que ese suceso ha ocurrido en el pasado. Cuando la frecuencia y la probabilidad de un suceso son iguales (que muchas veces sucede en ambientes naturales), la predicción de riesgos futuros es usualmente muy precisa. Sin embargo, en ambientes modernos la frecuencia con que se presenta la información en los medios masivos de comunicación es mucho mayor de lo que sería en un ambiente natural. Debido a que estas heurísticas resultaron en decisiones casi óptimas y suficientes para nuestros ancestros, todavía dependemos de ellas cuando necesitamos tomar decisiones rápidas o implícitas. Como resultado, la gente tiende a pensar que la probabilidad de un ataque terrorista o de estar en un accidente en un avión es más grande de lo que en realidad es.[23]

En resumen, si un organismo necesita resolver problemas para sobrevivir, en su evolución se seleccionarán habilidades implícitas, automáticas e inconscientes para resolver problemas. Si estos problemas son invariables a lo largo de varias generaciones, entonces las habilidades se limitarán para poder procesar información y requerirán poca experiencia o aprendizaje.

[19] G. Gigerenzer y R. Selten (eds.), *Bounded rationality: The adaptive toolbox,* MIT Press, Boston, 2001.

[20] L. Cosmides y J. Tooby, *supra,* n. 10; C. R. Gallistel, "Insect navigation: Brains as symbol-processors", en S. Sternberg y D. Scarborough (eds.), *Conceptual and methodological foundations,* vol 4: *An invitation to cognitive science,* MIT Press, Cambridge, 1995.

[21] G. Gigerenzer y R. Selten, *supra,* n. 19; H. A. Simon, "A behavioral model of rational choice", *Quarterly Journal of Economics,* 69, 1955, pp. 99-118; H. Simon, "A comparison of game theory and learning theory", *Psychometrika,* 21, 1956, pp. 267-272; A. Tversky y D. Kahneman, "Judgement under uncertainty: Heuristics and biases", *Science,* 185, 1974, pp. 1124-1131.

[22] D. C. Geary, "Learning disabilities in arithmetic: Problem solving differences and cognitive deficits", en H. L. Swanson, K. Harris y S. Graham (eds.), *Handbook of learning disabilities,* Guilford Press, Nueva York, 2003, pp. 199-212; D. C. Geary y K. J. Huffman, *supra,* n. 12.

[23] S. Lichtenstein, P. Slovic, B. Fischhoff *et al.,* "Judged frequency of lethal events", *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 4, 1978, pp. 551-578; P. M. Todd, "Fast and frugal heuristics for environmentally bounded minds", en G. Gigerenzer y R. Selten (eds.), *Bounded rationality: The adaptive toolbox, op. cit.,* pp. 51-70.

Por el contrario, en situaciones en las que la supervivencia de un organismo depende de su habilidad para lidiar con información fluctuante, se seleccionarán sistemas más abiertos. Es probable que los procesos de estos sistemas sean menos eficientes (requieran de un mayor esfuerzo y experiencia), más precisos y usen una generalización de información adquirida anteriormente en situaciones nuevas. Si el organismo conoce bien el dominio de un problema nuevo, entonces podrá resolverlo al generalizar su conocimiento previo del dominio. Muchos (o tal vez todos) los animales son capaces de aprender por medio de asociaciones implícitas y por eso no nos sorprende encontrar continuidades sustanciales en este tipo de cognición en el reino animal. Sin embargo, la forma en que los animales representan y generalizan estas asociaciones en problemas nuevos constituye una discontinuidad que es probablemente el resultado de un cambio cualitativo en la *forma en que pensamos;* por ejemplo: la representación declarativa y consciente y la inteligencia fluida.[24]

A diferencia de otras especies generalistas, como las ratas y las palomas, que son capaces de generalización implícita, los humanos (y tal vez otras especies) han evolucionado una cognición explícita como respuesta a la presión de generalizar conductas y condiciones aprendidas, lo cual nos permite traer a la mente información relevante y movernos de forma fluida por el espacio del problema (identificación del problema-medios-fin).[25] La información que explícitamente podemos recordar se conoce como *conocimiento declarativo* y se almacena en la memoria a largo plazo. La capacidad que un organismo tiene para acceder al conocimiento declarativo se conoce como *inteligencia cristalizada.*[26] La capacidad de los organismos de aplicar este conocimiento para resolver problemas nuevos se conoce como *inteligencia fluida;*[27] ésta conlleva la integración de la inteligencia cristalizada en distintos dominios y sistemas cognitivos o módulos.

Sistemas de procesamiento de información

Como mencionamos antes, no hay consenso sobre cómo se deben describir los sistemas (o módulos) que caracterizan a la mente humana y cómo pudieron haber evolucionado. La figura II.2 ilustra la taxonomía de Geary de los sistemas de psicología popular, biología popular y física popular; se piensa que esta taxono-

[24] Véase M. Tomasello, "Two hypothesis about primate cognition", en C. M. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition,* MIT Press, Boston, 2000, pp. 165-184.

[25] D. C. Geary, *supra,* n. 17.

[26] R. B. Cattell, "Theory of fluid and crystallized intelligence: A critical experiment", *Journal of Educational Psychology,* 54, 1963, pp. 1-22.

[27] *Idem.*

mía evolucionó como respuesta a presiones sociales y ecológicas. El primer nivel representa los procesadores de información que contienen los sistemas implícitos y explícitos que integran la información del entorno social y ecológico para resolver nuevos problemas. Este sistema maneja el flujo de información mediante operaciones de funciones ejecutivas como son la atención, la inhibición y la memoria de trabajo; usualmente se conoce como *ejecutivo central*.[28] Los dominios social y ecológico constituyen el segundo nivel y se dividen en tres sistemas funcionales, que se ilustran en el tercer nivel (descritos en la figura II.2); el tercer nivel conlleva distintos tipos de sabiduría popular o conocimiento que es implícito y está basado en la heurística. Esta sabiduría comprende la psicología popular, la biología popular y la física popular (aunque Geary menciona otras, como las matemáticas intuitivas). Los sistemas de bajo nivel cognitivo, perceptivo y neu-

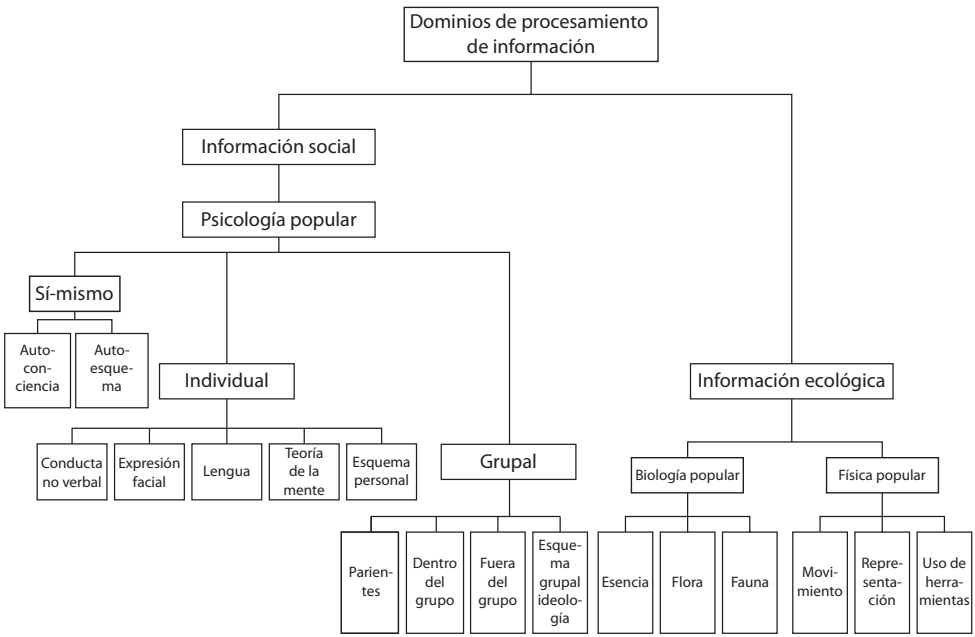


Figura II.2. *Taxonomía de dominios modulares que incluye las áreas de psicología popular, biología popular y física popular.*

Fuente: D. C. Geary, *The origin of mind: Evolution of brain, cognition, and general intelligence,* American Psychological Association, Washington, 2005.

[28] A. D. Baddeley y R. H. Logie, "Working memory: The multiple component model", en A. Miyake y S. Priti (eds.), *Models of working memory: Mechanisms of active maintenance and executive control,* Cambridge University Press, Cambridge, 1999, pp. 28-61; N. Cowan, *Attention and memory: An integrated framework,* Oxford University Press, Oxford, 1999.

ronal, como la autoconciencia y la capacidad de reconocer relaciones de parentesco, están supeditadas a la sabiduría popular.

Estos sistemas son producto de distintas presiones selectivas que sufrieron nuestros ancestros. Según el modelo de Geary, ¿los cambios en un dominio fueron más importantes para la evolución de la mente humana que otros? Aunque los humanos somos indudablemente más innovadores y tecnológicamente desarrollados que primates no humanos, gran parte del éxito humano en el control de nuestra ecología no se atribuye a nuestra inteligencia tecnológica, sino a nuestra capacidad de cooperar con los demás cuando nuestros intereses se empalman y de competir con individuos que no tienen los mismos intereses.[29] Anteriormente, nosotros,[30] como muchos otros,[31] propusimos que la evolución del intelecto humano fue impulsada por la selección de habilidades sociales (la hipótesis del cerebro social). Así, la cognición social humana (la capacidad de razonar los estados mentales de otros) se puede ver como la forma principal de pensamiento de la que se derivaron las impresionantes habilidades intelectuales del *Homo sapiens.*

Se ha propuesto que un cambio geológico provocó un cambio drástico en el entorno hace cinco u ocho millones de años, lo cual provocó que recursos como la comida fueran escasos. Al evolucionar los sistemas cerebrales explícitos (inteligencia fluida) que pudieran arrastrar e integrar patrones irregulares de información del dominio ecológico y social (véase primer nivel de la figura II.2), los humanos ancestrales incrementaron su probabilidad de supervivencia. La presión de conseguir el dominio ecológico resultó en la selección de la biología y física populares y motivó la sociabilidad. Esto a su vez creó una lucha social por los recursos (que dependió de la psicología popular) y propició la formación de redes de parentesco y relaciones recíprocas.[32] De esta forma, los humanos crearon su propia presión selectiva: ellos mismos. Al evolucionar la capacidad de deducir los contenidos de las mentes ajenas, los humanos crearon una guerra

[29] R. L. Trivers, "The evolution of reciprocal altruism", *The Quarterly Review of Biology,* 46, 1971, pp. 35-57; N. K. Humphrey, "The social function of intellect", en P. P. G. Bateson y R. A. Hinde (eds.), *Growing points in ethology,* Cambridge University Press, Cambridge, 1976, pp. 303-317.

[30] D. F. Bjorklund y J. M. Bering, "A note on the development of deferred imitation in enculturated juvenile chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Developmental Review,* 23, 2003, pp. 389-412; D. F. Bjorklund, K. Causey y V. Periss, "The evolution and development of human social cognition", en P. Kappeler y J. Silk (eds.), *Mind the gap: Tracing the origin of human universals,* Springer Verlag, Berlín, 2009.

[31] R. D. Alexander, "Evolution of the human psyche", en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The human revolution: Behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans,* Princeton University Press, Princeton, 1989, pp. 455-523; R. I. M. Dunbar, "Neocortex size and group size in primates: A test of the hypothesis", *Journal of Human Evolution,* 28, 1995, pp. 287-296; R. I. M. Dunbar, "The role of cognition in primate brain evolution", en P. Kappeler y J. Silk (eds.), *Mind the gap: Tracing the origin of human universals,* Springer Verlag, Berlín, 2009; N. K. Humphrey, *supra,* n. 29.

[32] D. C. Geary, 2005, *supra,* n. 17.

entre la cooperación y la competencia; entre la lectura de mentes ajenas y la decepción; entre la verdad y la falacia. Esto resultó en la selección de habilidades sociales y cognitivas complejas y en el rápido intercambio de información, más útil para los humanos que para otras especies.

¿Cómo nos hicimos tan listos?

Aunque muchos piensan que los cambios cuantitativos del tamaño del cerebro (sobre todo incrementos en las regiones corticales prefrontales) son responsables de algunos avances en la inteligencia de los homínidos, todavía no se sabe a ciencia cierta cómo estos cambios cuantitativos resultaron en cambios cualitativos y en la aparición de la conciencia. Tampoco sabemos en qué medida los cambios en cogniciones asociales (como entender las categorías y las relaciones del mundo físico y la habilidad de representar las intenciones propias) precedieron a los avances cognitivos del dominio social (como entender las relaciones sociales y las habilidades de la teoría de la mente).

Reader y Laland reportaron que el aprendizaje social (mas no la complejidad social) está relacionado, en numerosas especies, con el tamaño relativo del cerebro ejecutivo y con el uso innovador de herramientas. En otras palabras, las especies que tienen grandes cerebros son mejores y más innovadoras en el uso de herramientas y mejores para aprender socialmente que las especies con cerebros más pequeños. Se entiende que estos hallazgos sugieren que el aprendizaje social y el asocial evolucionaron a la par, pero también se entiende que a partir de esta afirmación se puede inferir que la evolución de la inteligencia técnica como resultado de condiciones ecológicas es responsable (aunque tal vez sólo en parte) de la evolución de la inteligencia de los primates. Sin embargo, debido a las impresionantes habilidades sociocognitivas únicas de los humanos, sentimos que una explicación basada únicamente en aprendizaje asocial (así como una basada únicamente en aprendizaje social) es insuficiente.

Nosotros proponemos que la inteligencia humana moderna evolucionó como resultado de la evolución conjunta de un cerebro grande, un periodo juvenil extenso y de la vida en complejos grupos sociales.[33] En conjunto con un incremento de la complejidad social, pensamos que la incrementación del tamaño del cerebro resultó en incrementos cuantitativos de la capacidad de procesar datos, necesaria para los cambios cualitativos de la cognición que han ocurrido desde la última vez que compartimos un ancestro con primates no humanos. Además,

[33] Bjorklund y J. M. Bering, *supra,* n. 30; D. F. Bjorklund y J. S. Rosenberg, "The role of developmental plasticity in the evolution of human cognition", en B. J. Ellis y D. F. Bjorklund (eds.), *Origins of the social mind: Evolutionary psychology and child development,* Guilford, Nueva York, 2005, pp. 45-75.

sostenemos que el prolongado periodo juvenil de los humanos le permitió al cerebro continuar su desarrollo en la adolescencia y la adultez temprana, lo cual a su vez permitió una sinaptogénesis relativamente prolongada, el crecimiento de células gliales, la mielinización de axones y el crecimiento dendrítico en la corteza.[34] A diferencia de hipótesis que sostienen que el incremento del tamaño del cerebro a lo largo de la evolución de los homínidos fue impulsado por la adición de módulos para resolver problemas específicos (la hipótesis de modularidad masiva de Cosmides y Tooby), nosotros sostenemos que la extensión del periodo juvenil influyó sustancialmente en la evolución cognitiva humana al incrementar la plasticidad y flexibilidad del aprendizaje en muchas regiones cerebrales; esto resultó en la gran corteza prefrontal, el área que comúnmente se asocia con la función ejecutiva del cerebro y la inteligencia fluida.[35] El desarrollo prolongado de los humanos también significó que dependíamos de quienes nos cuidaban por un periodo más prolongado, por lo que teníamos más tiempo de aprender y perfeccionar las habilidades necesarias para navegar por complejos mundos sociales y asociales.

Joffe[36] ofrece evidencia importante para determinar que la complejidad social, el tamaño del cerebro y el largo periodo juvenil son tres influencias importantes e indisociables en la evolución del intelecto humano. Joffe señala que la relación entre el tamaño del cerebro y la complejidad social en 27 especies de primates acusa la influencia de sus periodos juveniles. En estos primates se observan grandes cerebros, largos periodos juveniles y grandes grupos sociales; esto indica que estos factores probablemente evolucionaron en conjunto; así, provocaron una desenfrenada selección de habilidades intelectuales capaces de resolver problemas en múltiples dominios (véase recuadro II.1).

La inteligencia no sirve sólo para socializar

Probablemente la necesidad de desarrollar habilidades tecnológicas avanzadas que contribuyeran a enfrentar la variabilidad en el entorno constituyó una im-

[34] B. Bogin, "Evolutionary hypotheses for human childhood", *Yearbook of Physical Anthropology*, 40, 1997, pp. 63-89; B. Bogin, "The human pattern of growth and development in paleontological perspective", en J. L. Thompson, G. E. Krovitz y A. J. Nelson, *Patterns of growth and development in the genus Homo*, Cambridge University Press, Cambridge, 2003, pp. 15-44; S. J. Gould, *Ontogeny and phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge, 1977.

[35] P. D. Zelazo, S. M. Carlson y A. Kesek, "The development of executive function in childhood", en C. A. Nelson y M. Luciana (eds.), *Handbook of cognitive developmental neuroscience*, MIT Press, Cambridge, 2008, pp. 553-574.

[36] T. H. Joffe, "Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates", *Journal of Human Evolution*, 32, 1997, pp. 593-605.

RECUADRO II.1. LA INVENCIÓN DE LA LENGUA: EL REGALO DE LOS NIÑOS A LA HUMANIDAD

¿Cuándo adquirieron nuestros ancestros la capacidad de usar la lengua y qué ventajas tuvo para los primeros usuarios (y usuarios posteriores)? Los registros fósiles no nos dicen mucho porque las estructuras anatómicas asociadas con la lengua están hechas de tejido blando; hay partes específicas del cerebro y de la musculatura de la garganta, por ejemplo, que no se fosilizan. Así, no tenemos respuestas precisas para estas preguntas. Sin embargo, podemos proponer algunas hipótesis sobre los orígenes de la lengua: la forma interna de cráneos fosilizados indica la forma de los cerebros; los huesos que rodean a la boca y la garganta nos pueden dar algunas pistas sobre la capacidad de hablar de nuestros ancestros. Después de examinar esta evidencia, algunos expertos sugieren que los primeros humanos que usaron una lengua rudimentaria vivieron hace unos dos millones de años y que los humanos que vivieron hace aproximadamente 40 000 años (e incluso mucho antes) fueron los primeros en desarrollar una lengua más compleja.[a]

Los beneficios adaptativos de la lengua parecen obvios. Nuestros ancestros con habilidades lingüísticas lograron comunicarse entre ellos y así coordinaron sus acciones y transmitieron información a lo largo de las generaciones.[b] Estas sofisticadas comunicaciones no podrían ser posibles sólo gracias a la lengua, sino que ésta debía estar acompañada de un avanzado aprendizaje social. Sin embargo, la lengua constituye un medio más eficiente para transmitir información que la imitación u otras formas de aprendizaje social.[c] De manera similar, la aparición de la lengua se puede pensar como una expresión de una nueva capacidad cognitiva, el pensamiento simbólico, que ofreció ventajas a sus usuarios que van más allá de las que se asocian con una mejor comunicación.[d]

Aunque los orígenes evolutivos de la lengua son especulativos, es posible que fueran los niños quienes inventaron la lengua. Por ejemplo, el médico y científico Lewis Thomas[e] sugiere que los grandes cerebros de los humanos antiguos tenían la capacidad de usar la lengua, pero los adultos pocas veces la empleaban y seguían usando gestos y palabras individuales para expresar ideas. Los niños aprendieron estas palabras de sus padres, pero descubrieron cómo juntarlas para formar oraciones cuando jugaban con otros niños. Desde esta perspectiva, la lengua fue el producto de un grupo de niños que "jugaron" con estos nuevos sonidos "sin tener un objetivo en mente"; así crearon una nueva y útil habilidad.

Sabemos que los niños fácilmente *adquieren* su lengua materna (véase una discusión del periodo sensible a la lengua en el recuadro II.2), pero parece una exageración proponer que los niños *inventaron* la lengua. Un argumento que fortalece esta afirmación proviene de las observaciones de niños que inventan una lengua real a partir de sistemas comunicativos que usan los adultos a su alrededor. El lingüista Derek Bickerton[f] señala que a lo largo de la historia gente de distintos grupos lingüísticos ha tenido que juntarse, usualmente para trabajar, y han tenido que comunicarse entre ellos. Aunque los gestos son útiles, la lengua del grupo mayoritario o la lengua de los "jefes" sirve como la base de la comunicación, mezclada con algunas palabras de la otra lengua. El resultado es un *pidgin* o lengua simplificada que incluye términos de una variedad de lenguas, que tiene un orden simple y muchas veces inconsistente y no tiene un fuerte sistema gramatical. Un *pidgin* no es una verdadera lengua, pero sirve para expresar información necesaria dentro del grupo (los "trabajadores") y entre el grupo y los jefes. Ésta es la forma en que muchos turistas hablan en un país extranjero. Saben pocas palabras, conocen la forma plural de algunos sustantivos, usualmente sólo usan el tiempo presente, frecuentemente esparcen algunas palabras de su propio idioma y construyen oraciones simples. No es gramatical, pero usualmente sirve para expresar mensajes básicos. Con base en evidencia histórica y en su propia investigación de la lengua hawaiana, Bickerton mostró que los hijos de adultos que hablaban en *pidgin* transforman la lengua de sus padres

[a] D. Bickerton, *Language and species,* University of Chicago Press, Chicago, 1990; B. MacWhinney, "The emergence of linguistic form in time", *Connection Science,* 17, 2005, pp. 191-211.

[b] S. Pinker y P. Bloom, "Natural language and natural selection", *Behavioral and Brain Sciences,* 13, 1990, pp. 707-784.

[c] M. Donald, *Origins of the modern mind,* Harvard University Press, Cambridge, 1991.

[d] T. Deacon, *The symbolic species: The co-evolution of language and the brain,* W. W. Norton, Londres, 1997.

[e] L. Thomas, *The lives of a cell: Notes of a biology watcher,* Viking Press, Nueva York, 1974.

[f] D. Bickerton, *supra,* n. a; W. H. Calvin y D. Bickerton, *Lingua ex machina,* MIT Press, Cambridge, 2000.

en una verdadera lengua, conocida como "lengua criolla" usualmente en una sola generación. Es decir, estos niños no *adquieren* la lengua en el sentido usual, sino que *crean* una lengua.

Uno podría cuestionar si la transformación de *pidgins* en criollos es realmente una evidencia de niños que "inventan" una lengua. Han surgido investigaciones recientes que respaldan el papel creativo de los niños en la lengua a partir del estudio de los niños sordos que inventaron el idioma de señas de Nicaragua. Antes de que se abriera una escuela para sordos en la década de los setenta, en Nicaragua no existía una cultura de la sordera ni una lengua de señas reconocida. En esta escuela los niños sordos vivían juntos y aprendían a leer español, pero no se les enseñaba una lengua de señas. Los niños desarrollaron señas idiosincráticas que usaron para comunicarse entre amigos y con sus familias y usaban estas señas para comunicarse con otros niños sordos. A partir de estas interacciones (en el transcurso de tres grupos de estudiantes), los niños habían creado una verdadera lengua de señas (es decir, con sintaxis). El idioma de señas de Nicaragua se modificó sistemáticamente de un grupo de niños al siguiente; los niños menores de 10 años hicieron la mayor parte de las modificaciones. En otras palabras, generaciones de niños crearon una nueva lengua de señas a partir de las formas incompletas que usaron sus predecesores.[g]

La comunicación efectiva es útil para cualquiera, pero el valor adaptativo de la lengua usualmente se ha enfocado en los efectos que tiene en adultos, desde mejorar la cooperación social hasta atraer miembros del sexo opuesto.[h] ¿La lengua será útil (y adaptativa) para los niños? Una hipótesis es que la lengua mejora la comunicación entre los niños y sus padres en el momento en que los niños más necesitan de cuidados, en particular durante los años anteriores a la escuela.[i] Barry Bogin[j] propuso que los humanos "inventaron" una nueva etapa de desarrollo, la infancia, para el periodo en que los niños ya no lactan pero todavía no pueden preparar comida o valerse por sí mismos; en esta etapa la comunicación efectiva entre padres e hijos es especialmente importante. El valor adaptativo de la lengua se hizo particularmente importante en la adolescencia porque está relacionado con la competencia entre miembros del mismo sexo y con el cortejo.

Estas ideas son aún especulativas, aunque estén basadas en una gran riqueza de evidencia del desarrollo de la lengua; evidencias como la forma en que personas de distintas culturas usan la lengua hoy en día, los sistemas comunicativos de otras especies y la evidencia de fósiles. Sin embargo, estamos seguros de que la selección natural, cuando hablamos de la evolución de la lengua, operó en los niños; la invención de la lengua y de sus ventajas fue posible gracias al cerebro y los sistemas cognitivos de los niños.

[g] A. Senghas y M. Coppola, "Children creating language: How Nicaraguan sign language acquired a spatial grammar", *Physicological Science,* 12, 2001, pp. 323-328; A. Senghas, S. Kita y A. Ozyurek, "Children creating core properties of language: Evidence of from an emerging sign language in Nicaragua", *Science,* 305, 2004, pp. 1779-1782.

[h] G. Miller, *The mating mind: How sexual choice shaped the evolution of human nature,* Doubleday, Nueva York, 2000.

[i] J. L. Locke, "Evolutionary developmental linguistics: Naturalization of the faculty of language", *Language Sciences,* 31, 2009, pp. 33-59; J. L. Locke y B. Bogin, "Language and life history: A new perspective on the development and evolution of human language", *Behavioral and Brain Sciences,* 29, 2006, pp. 259-280.

[j] B. Bogin, *The growth of humanity,* John Wiley & Sons, Nueva York, 2001.

portante presión selectiva que propició el largo periodo juvenil y el gran tamaño del cerebro, pero estamos seguros de que la presión de transmitir la información de manera precisa entre generaciones seleccionó necesariamente la inteligencia social. En otras palabras, los procesos de aprendizaje social y asocial evolucionaron a la par, pero se pueden representar en distintos dominios (es decir, en información social y ecológica; véase figura II.2); nuestros ancestros usaron distintos sistemas para encarar los problemas de cada dominio, sin embargo, como resultado de la extensión del periodo juvenil y la aparición de la conciencia, estos sistemas finalmente se conectaron en humanos modernos (por medio de los sistemas de procesamiento de información o el ejecutivo central, el nivel más alto del modelo de Geary). Por ejemplo, el recuadro II.2 describe una investigación sobre cómo la exposición a la lengua, como un sistema de representación y redescripción, es fundamental para el desarrollo de la teoría de la mente. En esta sección hablamos sobre cómo los cambios en la capacidad neocortical pudieron propiciar la aparición de la autoconciencia y, finalmente, la aparición de habilidades sociocognitivas, como la teoría de la mente y el aprendizaje social.

¿Mediante qué proceso se hace explícitamente consciente una mente construida con mecanismos cognitivos implícitos? Anteriormente explicamos qué tipos de mecanismos cognitivos necesitan los organismos en entornos variables e invariables. Los sistemas implícitos, basados en heurística, se observan en entornos relativamente invariables y los sistemas explícitos que permiten la integración de información por medio de sistemas de menor nivel se observan en entornos variables. Sin embargo, la medida de variabilidad en entornos ancestrales no fue total o nula y fue distinta de un dominio a otro. En algunos dominios, como el ecológico, probablemente la variabilidad fue menor que en el dominio social. En dominios menos variables, o en dominios en los que un organismo depende del conocimiento preexistente para resolver un problema, el organismo puede resolver los problemas fácilmente y con respuestas implícitas. Sin embargo, si a un organismo se le presenta un problema nuevo, entonces deberá desarrollar un sistema explícito y generalizable que pueda resolverlo.[37]

Nosotros pensamos que el variable mundo ecológico de los seres humanos (caracterizado, por ejemplo, por el uso de herramientas, la caza y el forrajeo) significó un punto medio entre un dominio físico bastante invariable (por ejemplo, la gravedad) y un dominio social muy variable. Mediante el razonamiento causal sobre el ser en relación con el mundo ecológico prosperó la inteligencia fluida y apareció la conciencia en el linaje humano. Un incremento correspondiente en la complejidad social fijó estas habilidades y permitió que se convirtieran en una cognición social avanzada y en el aprendizaje social.

[37] D. C. Geary, 2005, *supra,* n. 17.

Organismos con inteligencia fluida han logrado explotar su entorno de formas innovadoras, por lo que se han expuesto a nuevas presiones selectivas.[38] Como señalamos anteriormente, la inteligencia fluida (en la medida en que implica dirigir la atención a fragmentos relevantes de información y realizar operaciones con ellos) es controlada por el sistema ejecutivo central, la memoria de trabajo y la inhibición.[39] Este sistema usa la corteza prefrontal, en particular la región dorsolateral y la corteza anterior cingulada para hacer planes.[40] Estas áreas parecen estar particularmente activas en problemas que la heurística no puede resolver.[41]

Expansión y reorganización del cerebro

Existe evidencia que sugiere que la corteza prefrontal humana es proporcionalmente más grande que en los primates no humanos, que tiene más conexiones neuronales con regiones subcorticales y mayor circunvolución (más pliegues).[42] Además, la corteza cingulada anterior es más grande en primates que en otros grupos de mamíferos.[43]

También hay evidencia de la modularidad de la corteza prefrontral dorsolateral. Esta área es más grande en el hemisferio derecho que en el izquierdo en humanos, mientras que esta asimetría no se observa en chimpancés.[44] La región dorsolateral derecha se asocia con el proceso de información visual-espacial, mientras que la izquierda se asocia con la lengua; esto sugiere que ha habido más reorganización en la corteza prefrontal en la línea de los primates desde que los humanos por última vez compartieron un ancestro con los chimpancés.[45]

[38] S. Reader y K. Laland, "Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 99, 2002, pp. 4436-4441.

[39] A. D. Baddely y R. H. Logie, *supra,* n. 28; N. Cowan, *supra,* n. 28.

[40] J. Duncan, "An adaptive coding model of neural function in prefrontal cortex", *Nature Reviews Neuroscience,* 2, 2001, pp. 820-829; R. J. Kane y R. W. Engle, "The role of prefrontal cortex in working-memory capacity, executive attention, and general fluid intelligence: An individual-differences perspective", *Psychonomic Bulletin and Review,* 9, 2002, pp. 637-671; E. K. Miller y J. D. Cohen, "An integrative theory of prefrontal cortex function", *Annual Review of Neuroscience,* 24, 2001, pp. 167-202.

[41] C. Ranganath y G. Rainer, "Cognitive neuroscience: Neural mechanism for detecting and remembering novel events", *Nature Reviews Neuroscience,* 4, 2003, pp. 193-202.

[42] T. M. Preuss, "What's human about the human brain?", en M. S. Gazaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences,* MIT Press, Boston, 2000, pp. 1355-1363; T. M. Preuss, "Specializations of the human visual system: The monkey model meets human reality", en J. H. Kaas y C. E. Collins (eds.), *The primate visual system,* CRC Press, Boca Raton, Florida, 2004, pp. 231-361.

[43] B. A. Vogt, "Cingulate cortex", en G. Adelman (ed.), *Encyclopedia of neuroscience,* vol. 1, Birkhauser, Boston, 1987, pp. 244-245.

[44] K. Zilles, A. Dabringhaus, S. Geyer *et al.,* "Structural asymmetries in the human forebrain and the forebrain of non-human primates and rats", *Neuroscience Behavioral Review,* 20, 1996, pp. 593-605.

[45] R. L. Holloway, "Culture: A human domain", *Current Anthropology,* 10, 1969, pp. 395-412; R. L. Holloway y M. C. de la Coste-Lareymondie, "Brain endocast asymmetry in pongids and hominids:

RECUADRO II.2. ¿QUÉ TAN IMPORTANTE ES QUE LA TEORÍA DE LA MENTE Y LA LENGUA MATERNA SE DESARROLLEN DE FORMA CONJUNTA?

Como mencionamos antes, la teoría de la mente le permite a un individuo razonar los estados mentales de otros. Frecuentemente pensamos con la estructura "Sally piensa X" cuando queremos deducir, por ejemplo, sus creencias falsas. ¿Qué tan importante es esta estructura lingüística para nuestra deducción de las creencias y deseos de los demás? ¿Hay algunos aspectos de la teoría de la mente que dependen de la lengua? ¿Hay aspectos que no necesitan la lengua?

Algunos consideran que la lengua es necesaria para el desarrollo de la teoría de la mente,[a] y sostienen que aquélla permite que los niños describan o representen los estados mentales ajenos que de otra forma serían abstractos. De la misma forma en que la lengua faculta la teoría de la mente, sin embargo, la teoría de la mente puede ser un prerrequisito para la comunicación conversacional. Entender esta relación es difícil, pues el desarrollo de la lengua y el de la teoría de la mente están íntimamente ligados en el desarrollo normal de los niños. No obstante, hay evidencia que sugiere que la relación es causal: hay investigaciones que indican que la exposición a una interacción verbal temprana, a los tres o cuatro años, que involucre palabras que indican un estado mental como pensar, saber y querer, incide en el desarrollo posterior de la teoría de la mente de los niños.[b]

Morgan y Kegl[c] señalan que el desarrollo tardío de la lengua en los niños sordos es una de las vías por la que se puede investigar la relación entre la lengua y la teoría de la mente, pues la mayoría (90-96%) nacen de padres que sí oyen y por tanto aprenden de forma tardía su primera lengua.[d] Estos investigadores reclutaron una muestra de nicaragüenses que usan lengua de señas (individuos sordos que adquirieron el idioma de señas nicaragüense; para mayor información véase recuadro II.1) y compararon el desempeño de la teoría de la mente entre individuos que habían estado expuestos a la lengua antes de los 10 años de edad (aprendizaje temprano) con los que la habían adquirido después (aprendizaje tardío). Entre los participantes había niños (los menores de ocho años) y adultos (los mayores de 39 años).

Morgan y Kegl usaron dos tareas para medir el desempeño de la teoría de la mente de los participantes: una tarea modificada de creencia falsa, como la tarea de Sally descrita anteriormente, y un dilema moral narrativo. Para la tarea de creencia falsa, a los participantes se les mostraron cuatro situaciones con distintos personajes realizando distintas actividades. Por ejemplo, los participantes vieron la imagen de un niño pescando que cree que atrapó un pez. Un objeto (pasto, por ejemplo) le obstruía la vista al personaje, por lo que no podía ver el objeto deseado (el pez) en la misma escena; la imagen tenía una solapa que se podía retirar para poder ver el objeto oculto. Se les indicó a los participantes que cubrieran los ojos del pescador cuando se quitó la solapa para revelar el objeto que el pescador había atrapado. Para examinar el raciocinio sobre creencias falsas, los investigadores presentaron una escena en la que, al remover la solapa, el participante podría ver que el objeto no era un pez, sino una bota. Se les pidió a los participantes que señalaran el objeto que el pescador pensó que había atrapado en una imagen distinta que tenía varios objetos. Los participantes aprobaban la tarea si señalaban entre los objetos al pez y no a la bota. Para examinar el raciocinio sobre creencias verdaderas, en otra ocasión la solapa revelaba que el pescador estaba atrapando un pez; a los participantes se les preguntó qué era el objeto que el pescador pensaba que había atrapado (el pez). Los participantes aprobaban la tarea si identificaban al pez y no a la bota.

Para el dilema moral narrativo primero se les mostró a los participantes una corta caricatura

[a] H. Lohmann y M. Tomasello, "The role of language in the development of false belief understanding: A training study", *Child Development,* 74, 2003, pp. 1130-1144.

[b] P. L. Harris, M. de Rosnay y F. Pons, "Language and children's understanding of mental states", *Current Directions in Psychological Science,* 14, 2005, pp. 69-73; T. Ruffman, L. Slade y E. Crowe, "The relation between children's and mothers' mental state language and theory of mind understanding", *Child Development,* 73, 2002, pp. 734-751; M. Siegal, R. Varley y S. C. Want, "Mind over grammar: Reasoning in aphasia and development", *Trends in Cognitive Sciences,* 5, 2001, pp. 296-301.

[c] G. Morgan y J. Kegl, "Nicaraguan Sign Language and Theory of Mind: The issue of critical periods and abilities", *Journal of Child Psychology and Psychiatry,* 47, 2006, pp. 811-819.

[d] P. E. Spencer, "Communication behaviours of infants with hearing loss and their hearing mothers", *Journal of Speech and Hearing Research,* 36, 1993, pp. 311-321.

muda que trata sobre el dilema moral de Mr. Kourmal, quien debe decidir qué hacer con el dinero que una mujer rica dejó caer accidentalmente. Se les pidió a los participantes que contaran los eventos de la historia a un hablante del idioma de señas y se les calificó con base en las referencias que hicieron a estados mentales.

Los resultados del estudio revelaron que quienes aprendieron la lengua de forma temprana tuvieron un desempeño mucho mejor en la prueba de creencias falsas. Cabe señalar que no fue la cantidad de años de exposición a la lengua lo que predijo el desempeño de la tarea de creencias falsas, el único factor que mejoró el desempeño fue que los participantes aprendieran la lengua antes de los 10 años, en el periodo más sensible. Los grupos no presentaron diferencias estadísticas en el número de estados mentales que incluyeron en sus narraciones, pero los participantes de aprendizaje temprano mencionaron en promedio 6.55 estados mentales, mientras que los de aprendizaje tardío mencionaron un promedio de 5.64. Se observó una relación entre el tiempo de exposición a la lengua de los participantes y su uso de estados mentales, lo cual sugiere que los participantes experimentados simplemente lograron decir más (incluyendo signos de estados mentales) que los que eran menos experimentados. Los resultados confirmaron que podemos esperar que la exposición temprana mejore el desempeño en tareas de deducción de creencias falsas, pero también confirmaron que una exposición tardía no supone que un niño no logre adquirir estas habilidades de teoría de la mente. La tarea narrativa mostró una medida más matizada de la apreciación de los participantes de la lengua relevante para la conducta, pero no se observó una diferencia entre el desempeño de los grupos basada en la edad a la que se adquirió la lengua.

Sin embargo, se observó una mayor probabilidad de que los participantes que aprobaron la tarea de creencia falsa tuvieran la mejor calificación posible en la tarea narrativa (de acuerdo con el criterio de los investigadores, ocho de ocho referencias a estados mentales). Además, se observó que las narrativas de los participantes que no aprobaron la tarea de creencias falsas presentaron una diferencia cualitativa de los participantes que sí aprobaron: los que no tuvieron la calificación más alta consistentemente carecían de frases como "falta de conocimiento" o "engaño": afirmaciones que incluyeron la mayoría de los participantes que aprobaron la tarea de creencias falsas. Debido a que "engaño" y "creencia falsa" son situaciones en las que la apariencia y la realidad son distintas, deben depender del acceso a conversaciones sobre estados mentales durante un periodo temprano en el desarrollo, cuando el niño empieza a usar su propio estado mental para entender el estado mental de los demás. Así, los autores proponen que la complejidad de las situaciones de creencias falsas es difícil para los que aprendieron a una edad posterior, pues su teoría de la mente y su lengua no se desarrollaron simultáneamente. Los que aprendieron de forma tardía probablemente necesitan aprender estas palabras mediante la memorización y la repetición, usando la observación y un razonamiento activo, mientras que los de aprendizaje temprano lograron deducir las creencias falsas de otros de forma fluida y sin esfuerzo.

De acuerdo con Morgan y Kegl,

> en este contexto, la naturaleza de la computación de creencias falsas es parecida a la realización de juicios gramaticales en exámenes de idioma. Los hablantes expuestos a una edad temprana tienen un desempeño perfecto y espontáneo en las tareas gramaticales, mientras que los que aprendieron posteriormente parecen conocer la lengua de forma superficial cuando están en una situación demandante [...] de la misma forma en que probablemente la tarea de creencia falsa requiere que la Teoría de la Mente y la lengua se desarrollen de forma conjunta. Esto significa haber desarrollado un entendimiento de los estados mentales de otros por medio de un proceso natural de la adquisición de la lengua antes de los 10 años.[e]

[e] G. Morgan y J. Kegl, *supra,* n. c, p. 818.

Además, existe evidencia que indica la localización y la especialización de las regiones posteriores del cerebro. Lewis y Carmody reportan que la articulación temporoparietal está relacionada con el comportamiento autorrepresentativo, mientras que el hemisferio derecho está involucrado en la comparación de uno mismo con los demás.[46] El incremento del tamaño del cerebro y su largo periodo de desarrollo, el incremento y especialización desproporcionados de las áreas corticales prefrontales responsables por la autoconciencia, la planeación conductual, la capacidad de poner atención y la memoria episódica resultaron, probablemente, en un mejor control ejecutivo de la información relacionada con uno mismo a lo largo del tiempo y en una extraordinaria habilidad para integrar información a través de las regiones frontal y posterior por medio de un proceso de especialización interactiva.

Especialización interactiva

Johnson, Grossmann y Kadosh presentan un modelo que describe cómo el cerebro desarrolla sistemas especializados mediante un proceso de especialización interactiva.[47] Aunque su modelo sea de desarrollo, produce una analogía apropiada de cómo la especialización del cerebro pudo haber ocurrido a lo largo de la evolución de los primates.

Con base en su investigación, Johnson y sus colegas concluyeron que la organización del cerebro se da mediante una cascada de conocimiento en la que nuevas redes reclutan a otras ya funcionales cuando las requieren en el aprendizaje. Reportan también que la corteza prefrontal es más activa en niños que en adultos cuando realizan tareas sociocognitivas y que esta activación se mueve hacia regiones cerebrales posteriores relacionadas con el cerebro social en adultos. Infieren que las redes cerebrales se hacen más especializadas cuando, por medio del desarrollo, fijan su ubicación. La activación de la corteza prefrontal disminuye porque no tiene que resolver problemas nuevos, sólo tiene que guiar la atención a las regiones de la corteza anterior que se han especializado.

Some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance", *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 1982, pp. 101-110; K. Semendeferi, A. Schleicher, K. Zilles *et al.*, "Prefrontal cortex in human and apes: A comparative study of area 10", *American Journal of Physical Anthropology*, 114, 2001, pp. 224-241; K. Zilles *et al.*, *supra*, n. 44.

[46] M. Lewis y D. P. Carmody, "Self-representation and brain development", *Developmental Psychology*, 44, 2008, pp. 1329-1334.

[47] M. Johnson, T. Grossmann y K. Kadosh, "Mapping functional brain development: Building a social brain through interactive specialization", *Developmental Psychology*, 45, 2009, pp. 151-159.

Dependemos de la autoconciencia

La necesidad de analizar la información de formas diversas para poder moverse a través de problemas complejos, aunada a la expansión de la corteza prefrontal, probablemente creó una situación en la que un organismo logró representar sus propias intenciones y sensaciones. Finalmente, la variabilidad del entorno provocó que la heurística evolucionada fuera insuficiente, por lo que representar mentalmente "lo que está pasando" se convirtió en una ventaja. Por ejemplo, en algún momento el siguiente algoritmo implícito fue ventajoso: "Si encuentro un tronco, debería abrirlo y comer larvas". Sin embargo, cuando el entorno se volvió más variable y escaso, aumentó la probabilidad de que hubiese un bicho venenoso en lugar de larvas comestibles y la respuesta conductual no tenía más un valor adaptativo, sino que era *maladaptativa* (es decir, demasiado costosa). Debido a que estos procesadores de información eran mecánicos, el organismo producía una respuesta automática a un estímulo (es decir, tronco = comida = abrir el tronco satisface el hambre). Ya no era relevante generar una respuesta automática (abrir el tronco), pero seguía siendo relevante monitorear el estímulo del entorno (tronco = comida potencial). Así, la motivación se activaba y le notificaba al organismo lo que "le estaba pasando". Si el organismo tenía el poder de cómputo suficiente para inhibir o activar una conducta con base en la información, entonces podía representarse en el espacio del problema, acceder a las motivaciones de su propia conducta y decidir qué respuesta era la más apropiada. De esta forma, la sensibilidad al entorno se convirtió en la percepción del entorno.[48] Gracias a la plasticidad conductual otorgada por el largo periodo juvenil, el organismo podía explorar medios alternativos para conseguir sus objetivos; podía, por ejemplo, investigar el problema[49] El incremento de la flexibilidad conductual probablemente significó que los individuos encontraron entornos atípicos para la especie; estos entornos alteraron la naturaleza de las presiones selectivas y los procesos epigenéticos.[50]

La capacidad de autorrepresentarse es útil en tanto que (cuando se incrementaron las funciones ejecutivas) permitió que un organismo se recordara a sí mismo en situaciones pasadas (memoria episódica), que imaginara situaciones futuras y permitió la cronestesia.[51] Este tipo de representación y de razonamiento

[48] N. K. Humphrey, "How to solve the mind-body problem", *Journal of Consciousness Studies*, 7, 2000, pp. 5-20.

[49] Para una investigación sobre este comportamiento en chimpancés, véase W. C. McGrew, *Chimpanzee material culture: Implication for human evolution,* Cambridge University Press, Cambridge, 1992.

[50] D. F. Bjorklund, "Mother knows best: Epigenetic inheritance, maternal effects, and the evolution of human intelligence", *Developmental Review,* 26, 2006, pp. 213-242.

[51] T. Suddendorf y J. Busby, "Making decisions with the future in mind: Developmental and comparative identification of mental time travel", *Learning and Motivation,* 36, 2005, pp. 110-125; T. Sudden-

sobre las intenciones no implica una cognición social. La autorrepresentación y el entendimiento causal se pueden extrapolar para predecir las intenciones de otros, inferir los objetivos de otros y adquirir información indirectamente. La escasez de recursos, el incremento del tamaño de los grupos y la flexibilidad conductual generaron una situación en la que era útil aprender por medio de la observación de otros (aprendizaje social), enseñarle a los hijos (referencia social) y deducir los deseos y creencias de otros para cooperar y competir.

Creemos que la capacidad de legar información y conductas de manera epigenética le permitió a los humanos desarrollar habilidades intelectuales avanzadas por medio de la evolución cultural acumulativa.[52] Aunque se ha observado que los hominoideos y los cetáceos transmiten conocimiento adquirido a lo largo de las generaciones,[53] ninguna otra especie transmite tanta información y con tanta precisión como los humanos. La capacidad de construir conocimiento con base en el conocimiento de generaciones pasadas posiblemente es una habilidad exclusivamente humana que resulta en la rápida evolución de adaptaciones cada vez más complejas.

¿Para qué somos buenos? ¿Cuándo nos hicimos tan buenos?

Los chimpancés y los bonobos son los mejores modelos para imaginar cómo era la cognición de nuestros ancestros. Además de compartir, según algunos estimados,[54] más de 98% del ADN con humanos, los chimpancés y los bonobos tienen cerebros desproporcionados, un largo periodo juvenil y viven en comunidades socialmente complejas. En nuestros parientes primates podemos observar indicios de algunas de las habilidades cognitivas y sociocognitivas que observamos en humanos jóvenes. Si las habilidades que poseen los chimpancés modernos también

dorf y M. C. Corballis, "Mental time travel and the evolution of the human mind", *Genetic Social and General Psychology Monographs,* 123, 1997, pp. 133-167; T. Suddendorf y M. Corballis, "The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans?", *Behavioral and Brain Sciences,* 30, 2007, pp. 299-351; E. Tulving, "Memory and consciousness", *Canadian Psychology,* 26, 1985, pp. 1-12.

[52] P. J. Richerson y R. Boyd, "A simple dual inheritance model of the conflict between social and biological evolution", *Zygon,* 11, 1976, pp. 254-262; P. J. Richerson y R. Boyd, *Not by genes alone: How culture transformed human evolution,* University of Chicago Press, Chicago, 2005.

[53] Para una breve definición de cultura, véase C. E. Bender, D. L. Hersing y D. F. Bjorklund, "Evidence of teaching in Atlantic Spotted Dolphing *(Stenella frontalis)* by mother dolphins foraging in the presence of their calves", *Animal Cognition,* 12, 2009, pp. 43-53; L. Rendell y H. Whitehead, "Culture in whales and dolphins", *Behavioral and Brain Sciences,* 24, 2001, pp. 309-382; C. P. van Schaik, M. Ancrenaz, G. Borgen y B. Galdikas, "Orangutan cultures and the evolution of material culture", *Science,* 299, 2003, pp. 102-105; A. Whiten, J. Goodall, W. C. McGrew *et al.,* "Cultures in chimpanzees", *Nature,* 399, 1999, pp. 682-685.

[54] Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, "Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with human genome", *Nature,* 427, 2005, pp. 69-88.

las poseyó el ancestro común de humanos y hominoideos, entonces estas habilidades constituyeron una sólida base para la aparición de las habilidades cognitivas y sociocognitivas que caracterizan al hombre actual. Entender cuándo y cómo evolucionaron estas habilidades a lo largo de la historia ancestral nos puede servir para explicar el funcionamiento de la cognición humana moderna.

En esta sección discutiremos, primero, la capacidad ejecutiva necesaria para que la autoconciencia y el procesamiento de información social y asocial sean posibles. Después, mostraremos la evidencia que sugiere que los primates no humanos poseen tipos de conocimiento explícito necesario para razonar sobre sí mismos y sobre los demás. Finalmente, describiremos los precursores sociocognitivos de la singular habilidad humana de transmitir información no genética a lo largo de generaciones y discutiremos si estas habilidades se observan en primates no humanos.

Función ejecutiva

La función ejecutiva se refiere al proceso involucrado en regular la atención y determinar qué hacer con la información que se recupera de la memoria a largo plazo. Conlleva un conjunto de habilidades básicas de procesamiento de la información como la rapidez con la que se procesa la información, la cantidad de información que se almacena (y en la que se puede pensar) a corto plazo en un momento determinado y la capacidad de seleccionar qué información es relevante de acuerdo con la situación e inhibir respuestas y resistir la interferencia.[55] Como discutimos anteriormente, un organismo debe desarrollar mecanismos generales sin contenido que puedan integrar la información sensorial y perceptual para operar con base en representaciones conscientes.[56] Las funciones ejecutivas, como la inhibición de conductas y la memoria de trabajo, son características de la inteligencia general y probablemente evolucionaron como respuesta a la necesidad de simular mentalmente situaciones sociales futuras y cambios en las condiciones ecológicas; también para ensayar las posibles respuestas a estos cambios.[57] En esta sección hablaremos brevemente sobre el papel de la función ejecutiva en la cognición humana y examinaremos algunas de las funciones ejecutivas en primates no humanos.

[55] L. B. Jones, M. K. Rothbart y M. I. Posner, "Development of executive attention in preschool children", *Developmental Science,* 6, 2003, 498-504; S. A. Wiebe, K. A. Espy y D. Charak, "Using confirmatory factor analysis to understand executive control on preschool children: I. Latent Structure", *Developmental Psychology,* 44, 2008, pp. 575-587.

[56] A. D. Baddeley y G. J. Hitch, "The psychology of learning a motivation", en G. A. Bower, *Recent advances in learning and motivation,* Academic Press, Nueva York, 1974, pp. 47-89; D. C. Geary, *supra,* n. 17.

[57] D. C. Geary, *supra,* n. 17.

Inhibición de conductas

Un peldaño inicial en la evolución de una inteligencia como la humana debería incluir la capacidad de inhibir "respuestas prepotentes". Para poder aplazar la gratificación y planear situaciones futuras es necesario controlar impulsos. Además, cuando se incrementó el tamaño del cerebro y la sociedad se volvió más compleja, aumentó la necesidad de cooperar y competir; para poder imaginar situaciones futuras se necesitaba tener control sobre las conductas sexuales y agresivas, esto propició la armonía social y la capacidad de aplazar la gratificación.[58] Los circuitos neuronales que inicialmente estaban involucrados en el control de conductas emocionales y del apetito podían optar por cumplir otras funciones; esto fue fundamental para la evolución de la arquitectura cognitiva de los humanos modernos. A lo largo del tiempo, el control de los mecanismos inhibitorios se mudó a la corteza cerebral (por lo que el control se volvió voluntario).

Numerosos investigadores han documentado la relación entre el desarrollo infantil de la teoría de la mente y las funciones ejecutivas, particularmente la inhibición.[59] Por ejemplo, Clements y Perner sugieren que la inhibición en los niños es importante para el desarrollo de una teoría de la mente explícita.[60] Aunque la mayoría de los niños no aprueban las tareas explícitas de creencias falsas antes de los cuatro años, la conducta de observación en ellos indica que implícitamente sí entienden las creencias falsas de otros incluso antes de esta edad. Por tanto, que no aprueben este examen probablemente no implica un déficit de la teoría de la mente, sino la incapacidad de inhibir una respuesta prepotente.[61]

Los chimpancés y otros primates obviamente son capaces de inhibir sus ac-

[58] D. F. Bjorklund, C. Cormier y J. S. Rosenberg, "The evolution of theory of mind: Big brains, social complexity, and inhibition", en W. Schneider, R. Schumann-Hengsteler y B. Sodian (eds.), *Young children's cognitive development: Interrelationships among executive functioning, working memory, verbal ability and theory of mind,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, Nueva Jersey, 2005, pp. 147-174; D. F. Bjorklund y K. K. Harnishfeger, "The role of inhibition mechanisms in the evolution of human social cognition and behavior", en F. F. Dempster y C. J. Brainerd (eds.), *New perspectives on interference and inhibition in cognition,* Academic Press, Nueva York, 1995, pp. 141-173; D. F. Bjorklund y K. Kipp, "Social cognition, inhibition, and theory of mind: The evolution of human intelligence", en R. J. Strenberg y J. C. Kaufman (eds.), *The evolution of intelligence,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, Nueva Jersey, 2002, pp. 27-53.

[59] Véase, por ejemplo, E. Flynn, C. O'Malley y D. Wood, "A longitudinal, microgenetic study of the emergence of false belief understanding and inhibition skills", *Developmental Science,* 7, 2004, pp. 103-115; C. Hughes y R. Ensor, "Executive function and theory of mind: Predictive relations from ages 2 to 4", *Developmental Psychology,* 43, 2007, pp. 1447-1459.

[60] W. A. Clements y J. Perner, "Implicit understanding of belief", *Cognitive Development,* 9, 1994, pp. 377-395.

[61] Véase D. Frye, P. D. Zelazo y T. Palfai, "Theory of mind and rule-based reasoning", *Cognitive Development,* 10, 1995, pp. 483-527; J. Peskin, "Ruse and representations: On children's ability to conceal information", *Developmental Psychology,* 28, 1992, pp. 84-89.

ciones en algunos contextos. Por ejemplo, numerosos investigadores han mostrado que los homínidos pueden engañar en algunos contextos por medio de la inhibición de una conducta;[62] también han demostrado que los chimpancés machos inhibirán un aullido asociado con el orgasmo al copular con su hembra favorita para no tener que compartir esta hembra en celo con otros machos.[63] Además, Gibson, Rumbaugh y Beran presentaron una serie de estudios en los que algunos chimpancés aprendieron a presionar una palanca específica (e ignorar otra) para recibir comida.[64] Los chimpancés pudieron aprender luego a modificar la regla de tal forma que presionaban la segunda palanca e ignoraban la primera. El éxito de los chimpancés al hacer esta tarea indica que son capaces de inhibir algunas respuestas prepotentes.

Sin embargo, otras investigaciones indican que la capacidad inhibitoria de los chimpancés es mucho menos sofisticada que la de los humanos. Por ejemplo, Boysen y Bernston pusieron dos chimpancés en lados opuestos de un muro que los separaba.[65] A uno de los chimpancés (el seleccionador) se le mostraron dos cajas con distintas cantidades de dulces. La caja que el seleccionador eligió se le otorgó al otro chimpancé (el observador) y el seleccionador recibía el contenido de la caja no seleccionada. Para conseguir la mayor cantidad de dulces el seleccionador tendría que elegir la caja con menos dulces. Como se ha observado en niños pequeños,[66] los chimpancés no lograron inhibir la respuesta primaria de seleccionar la caja con más dulces por lo que consistentemente recibieron la que tenía menos dulces. (Cabe señalar que una de estos chimpancés había sido entrenada para asociar cantidades con símbolos numéricos [3 es igual a tres unidades] y pudo "aprobar" la tarea cuando se usaron símbolos. Se piensa que el uso de símbolos facilitó que esta chimpancé enculturada lograra inhibir su tendencia a seleccionar la cantidad más grande.) Estos estudios y otras investigaciones indican que el último ancestro común de los humanos y los chimpancés posiblemente tuvo mecanismos inhibitorios que participaron en la evolución de la cognición humana.

[62] A. Whiten y R. W. Byrne, "Tactical deception in primates", *Behavioral and Brain Sciences,* 11, 1988, pp. 233-273.

[63] *Idem.*

[64] K. R. Gibson, D. Rumbaugh y M. Beran, "Bigger is better: Primate brain size in relationship to cognition", en D. Falk y K. R. Gibson (eds.), *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex,* Cambridge University Press, Cambridge, 2001, pp. 79-98.

[65] S. Boysen y G. Bernston, "Responses to quantity: Perceptual versus cognitive mechanisms in chimpanzees *(Pan Troglodytes)*", *Journal of Experimental Psychology,* 21, 1995, pp. 82-86.

[66] S. Hala y J. Russel, "Executive control within strategic deception: A window on early cognitive development?", *Journal of Experimental Child Psychology,* 80, 2001, pp. 112-141; J. Peskin, *supra,* n. 61; J. Russell, N. Mauthner, N. Sharpe y T. Tidswell, "The 'window tasks' as a measure of strategic deception in preschoolers and autistic subjects", *British Journal of Developmental Psychology,* 9, 1991, pp. 331-349.

Memoria de trabajo

La memoria de trabajo es un concepto que describe el sistema de memoria responsable por la activación de representaciones almacenadas en la memoria a corto plazo y por la capacidad de recordarlas o de ponerles atención.[67] Aún se debate si la memoria de trabajo se debería medir a partir de la cantidad de información que es posible atender y manejar o de la cantidad de tiempo por la que se retiene.[68] Sin embargo, queda claro que los individuos con una gran capacidad para la memoria de trabajo tienen un mejor desempeño en tareas de solución de problemas y tienen un coeficiente intelectual más alto.[69] El aumento de la capacidad de la memoria de trabajo puede ser responsable por la evolución de un cambio cualitativo en la cognición humana: la fluidez cognitiva, la capacidad de combinar conocimientos de distintos dominios de formas nuevas.[70]

La memoria de trabajo parece ser la base del entendimiento de relaciones categóricas y causales. Por ejemplo, los humanos son capaces de hacer clasificaciones espontáneamente a los 12 meses de edad: de agrupar objetos del mismo color.[71] A los tres años los niños pueden formar dos o tres grupos simultáneamente al agrupar objetos en tres distintas categorías; esto demuestra que son capaces de atender la relación de similitud de tres distintos grupos.[72] Sin embargo, los chimpancés adultos raras veces demuestran una formación espontánea de tres o más grupos contemporáneos; lo anterior sugiere que la memoria de trabajo de los chimpancés está limitada a dos o tres grupos.[73]

Si los chimpancés contemporáneos no tienen la capacidad de rastrear relaciones en más de tres grupos, entonces la expansión de la memoria de trabajo que permitió cambios cualitativos como la adquisición de la lengua y habilida-

[67] A. D. Baddeley, *Working memory,* Oxford University Press, Nueva York, 1986; A. D. Baddeley y G. J. Hitch, *supra,* n. 56.

[68] N. Cowan y T. Alloway, "Development of working memory in childhood", en M. L. Courage y N. Cowan (eds.), *The development of memory in infancy and childhood,* Psychology Press, Nueva York, 2009, pp. 304-342.

[69] Véase A. F. Fry y S. Hale, "Relationships among processing speed, working memory, and fluid intelligence in children", *Biological Psychology,* 54, 2000, pp. 1-34.

[70] Véase S. Mithen, *The prehistory of the mind: The cognitive origins of art, religion and science,* Thames & Hudson, Londres, 1996; S. Mithen, "Handaxes and ice age carvings: Hard evidence for the evolution of consciousness", en S. R. Hammerhof, A. W. Kazsniak y D. J. Chalmers (eds.), *Towards a science of consciousness III,* MIT Press, Cambridge, 1999, pp. 281-296.

[71] G. Spinozzi, F. Natale, J. Langer y K. E. Brakke, "Spontaneous class grouping behavior by bonobos *(Pan paniscus)* and common chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Animal Cognition,* 2, 1999, pp. 157-170.

[72] Por ejemplo, pueden agrupar con base en tres diferentes colores. Véase J. Langer, *The origins of logic: Six to twelve months,* Academic Press, Nueva York, 1980; J. Langer, *The origins of logic: One to two years,* Academic Press, Nueva York, 1986.

[73] *Idem.*

des sociocognitivas avanzadas sucedió en algún momento de la línea del *Homo.* Read[74] reunió información sobre la forma en que los chimpancés abren nueces: según sus informes pocos chimpancés logran abrir una nuez en una secuencia de tres pasos: como lo es manipular una piedra a modo de martillo, una nuez y un yunque;[75] Read señala que esta habilidad se desarrolla tardíamente: sólo se observó en chimpancés mayores de tres años de edad. Esta conducta sugiere que los chimpancés que aprueban esta tarea pueden almacenar tres fragmentos de información en su memoria de trabajo. Sin embargo, debido a que abrir nueces consta sólo de dos pasos: poner la nuez en el yunque (acción 1) y coordinar el martillo para golpear la nuez (acción 2), algunos investigadores sostienen que abrir nueces sólo requiere de una memoria de trabajo que pueda manejar dos objetos.[76] Sin embargo, la habilidad de hacer una secuencia con tres objetos parece ser el límite de la capacidad de los chimpancés; esta habilidad sólo se desarrolla en algunos jóvenes y adultos.

Por otra parte, Visalberghi y Limongelli[77] demostraron los límites de la memoria de trabajo de los chimpancés en un ambiente controlado. Cuando se les presentó un artefacto como el que se muestra en la figura II.3, los chimpancés lograron inferir que su fuerza se podía transmitir por medio de una vara. Sin embargo, cuando se introdujo una portezuela en la parte inferior del tubo del artefacto, los chimpancés no lograron integrar esta nueva información a su entendimiento causal de la gravedad y a su entendimiento de la utilidad de los hoyos en el tubo; por lo tanto, no lograron evitar que la comida cayera por la portezuela. Sólo después de mucha práctica lograron entender que siempre deberían empujar la comida hacia el lado contrario de donde está la portezuela, lo cual implica meter la vara del lado del tubo que está más lejos de la comida.[78] A diferencia de los chimpancés, niños humanos de dos a tres años de edad lograron resolver el problema después de pocos intentos. Estos resultados (consistentes con los informes de Read) indican que, aunque los chimpancés entienden

[74] D. W. Read, "Working memory: A cognitive limit to non-human primate recursive thinking prior to hominid evolution", *Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 676-714.

[75] T. Matsuzawa, "Field experiments on use of stone tools by chimpanzees in the wild", en R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. de Waal y P. G. Heltne (eds.), *Chimpanzee cultures,* Harvard University Press, Cambridge, 1994, pp. 351-370; T. Matsuzawa, "Phylogeny of intelligence: A view from cognitive behavior of chimpanzees", *IIAS Reports,* 1997-2004, pp. 17-26.

[76] P. M. Greenfield, "Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of heretically organized sequential behavior", *Behavioral and Brain Sciences,* 14, 1991, pp. 531-595; S. T. Parker y M. L. McKinney, *Origins of intelligence: The evolution of cognitive development in monkeys, apes and humans,* The John Hopkins University Press, Baltimore, 1999.

[77] L. Visalberghi y L. Limongelli, "Acting and understanding: Tool use revisited through the minds of capuchin monkeys", en A. Russon, K. Bard y S. Parker (eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes,* Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 57-79.

[78] Véase L. Visalberghi y L. Limongelli, "Comprehension of cause-effect relations in tool-using task by chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Journal of Comparative Psychology,* 109, 1995, pp. 18-26.

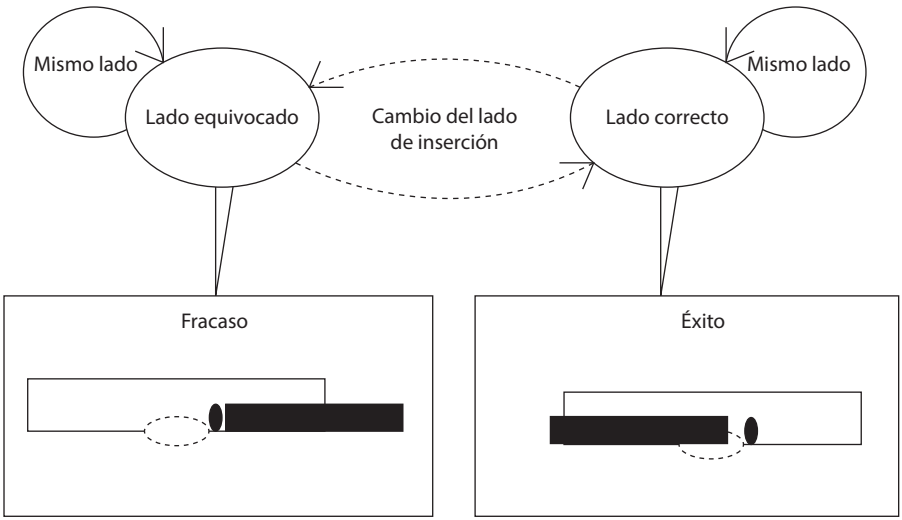


Figura II.3. *Relaciones de causa y efecto en el uso de herramientas en chimpancés.* La ilustración muestra del lado izquierdo la posible secuencia de inserciones de la vara en el tubo con portezuela. En ambos ejemplos se coloca una recompensa del lado derecho de la portezuela. La elección que el sujeto hace al insertar la vara por primera vez se describe en el óvalo. La primera inserción puede ser correcta o incorrecta; si el sujeto empuja toda la vara, la inserción correcta es exitosa y la inserción incorrecta provoca que la recompensa caiga por la portezuela. Las flechas indican que se recupera la vara y se inserta de nuevo en el mismo lado del tubo. Las líneas punteadas indican que se recupera la vara y se cambia el lado de la inserción. La ilustración de arriba muestra a Bobby abriendo su boca y empujando la recompensa con la vara. En este caso, la recompensa (que está del lado derecho de la portezuela, del lado más alejado de Bobby) caerá por la portezuela, pues Bobby insertó la vara del lado incorrecto del tubo.

Fuente: Modificado de L. Visalberghi y L. Limongelli, "Comprehension of cause-effect relations in tool-using task by chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Journal of Comparative Psychology,* 109, 1995, pp. 18-26.

que sus actos tienen consecuencias en el mundo, esta capacidad es limitada; los chimpancés no pueden almacenar las representaciones causales suficientes para resolver un problema de la forma en que lo hacen los niños humanos.

Cabe señalar que Read informa que el número de cosas que pueden recordar los chimpancés no excede estos números. Sin embargo, se podría decir que esta evidencia sólo representa la capacidad cognitiva asocial, mas no es representativa de las habilidades sociales de los chimpancés. En otras palabras, si consideramos que el dominio social es importante para los chimpancés, es posible que hayan evolucionado sistemas especializados para procesar información de forma más eficiente y por tanto su capacidad para la memoria de trabajo se puede observar realmente en este dominio.

Memoria de trabajo y relaciones sociales

La vida en un complejo grupo social requiere que un organismo reconozca quiénes son los miembros de un grupo o de una alianza. Por ejemplo, los humanos deben representar distintas categorías de relaciones entre individuos, como madres e hijos; enemigos y amigos.[79] Entender relaciones ternarias (cómo otros individuos se relacionan entre sí y con uno mismo) requiere que el individuo pueda rastrear al menos tres fragmentos de información. Tenemos evidencia de que los primates no humanos entienden relaciones de tres individuos.[80] Por ejemplo, Dasser descubrió que los macacos de cola larga son capaces de entender categorías de relaciones sociales: pueden hacer pares, a partir de un grupo de fotos, de madres e hijos y de hermanos.[81] Tomasello informa que los chimpancés salvajes elegirán aliados que tengan un mayor rango que sus oponentes, lo cual demuestra la habilidad de rastrear las relaciones entre otros miembros del grupo y entender qué pertinencia tienen para ellos estas relaciones.[82]

Sin embargo, Tomasello señala que los gestos de los chimpancés se usan casi exclusivamente en relaciones didácticas y no exceden una secuencia de dos o tres gestos (o símbolos en el caso de simios enculturados, criados por humanos) y rara vez, incluso en pares de madres e hijos, se observa atención compar-

[79] V. Dasser, "A social concept in Java monkeys", *Animal Behaviour,* 36, 1988a, pp. 225-230; M. Tomasello, *supra,* n. 24.

[80] M. Tomasello y J. Call, "The social cognition of monkeys and apes", *Yearbook of Physical Anthropology,* 37, 1994, pp. 273-305.

[81] V. Dasser, "Mapping social concepts in monkeys", en R. W. Byrne y A. Whiten (eds.), *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans,* Clarendon Press, Oxford, 1988b, pp. 85-94.

[82] M. Tomasello, *supra,* n. 24.

tida.[83] La atención compartida consiste en que un miembro del par señale un objeto al otro miembro; según Read, esta interacción requiere que la memoria de trabajo tenga una capacidad de al menos tres elementos (hablaremos de la atención compartida más adelante). Estos hallazgos sugieren que las habilidades de los chimpancés (incluso en el dominio social) están limitadas al procesamiento de no más de dos o tres fragmentos de información.

Sin embargo, no deberíamos menospreciar las habilidades de los chimpancés. Estos hallazgos sugieren que el último ancestro común que compartimos con los chimpancés tuvo la capacidad cuantitativa mínima necesaria para la cognición social avanzada. Aunque los hallazgos de Visalberghi y Limongelli sugieren que los chimpancés no tienen la habilidad de entender las múltiples causas de una acción, como las intenciones en el contexto social o las fuerzas en el mundo físico, existen otros hallazgos que indican que los chimpancés sí pueden entender que sus acciones constituyen una fuerza causal cuando intentan alcanzar un objetivo. La representación de sí mismos como una fuerza causal en el entorno probablemente fue la transición más importante a lo largo de la evolución de la mente porque permitió que apareciera la conciencia explícita (es decir, la capacidad de representar la perspectiva propia).

Conciencia explícita y cronestesia

Como señaló Kurt Vonnegut, sin la conciencia explícita, Einstein jamás habría desarrollado la teoría de la relatividad. Aunque la física hubiese existido indudablemente en el mundo natural, no habría existido en su mente (o en la nuestra). La conciencia explícita esencialmente es la conciencia de uno mismo (la capacidad de experimentar los sentimientos, deseos y conductas propios) y la capacidad de entender que otros individuos tienen la misma facultad. Aunque tratamos de evitar debates filosóficos existencialistas sobre el tema, creemos que es necesario hablar sobre la conciencia en un capítulo sobre la evolución de la cognición humana porque es el fundamento de las habilidades cognitivas exclusivamente humanas.

Humphrey fue el primer psicólogo que señaló la importancia de la autoconciencia en la evolución cognitiva humana; reconoció que la autoconciencia permite que uno interprete y prediga los sentimientos y conductas propios y ajenos,

[83] M. Tomasello, "Uniquely primate, uniquely human", *Developmental Science,* 1, 1998, pp. 1-30; E. Herrmann, J. Call, M. V. Hernández-Lloreda *et al.,* "Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis", *Science,* 317, 2007, pp. 1360-1366; M. Tomasello y M. Carpenter, "The emergence of social cognition in three young chimpanzees", *Monographs of the Society for Research in Child Development,* 70 (1), 2005.

una habilidad importante para un animal social. La autoconciencia propicia que se puedan describir experiencias, lo cual permite que un conocimiento que antes era implícito se vuelva explícito; también propicia que se puedan descubrir cosas nuevas al reflexionar sobre experiencias o conocimientos pasados.[84]

Al igual que en otros aspectos del desarrollo cognitivo, no se puede identificar el momento preciso en el que apareció la autoconciencia. Tal vez la demostración clásica de la autoconciencia es el autorreconocimiento en el espejo: cuando los niños se dan cuenta de que lo que ven en el espejo son ellos mismos y no otro niño. Los niños "aprueban" esta tarea usualmente al señalar una marca en sus caras que se les puso sin su conocimiento en lugar de señalar al espejo; esto sucede cuando los niños tienen alrededor de 18 meses de edad.[85] Los chimpancés, orangutanes y algunos gorilas;[86] los delfines,[87] elefantes[88] y las urracas[89] han aprobado tareas de autorreconocimiento en el espejo. Sin embargo, "aprobar" estas tareas sólo significa que se tiene una comprensión rudimentaria de sí mismo. Por ejemplo, cuando unos investigadores pusieron calcomanías en las cabezas de unos niños, la mayoría de los niños de dos y tres años de edad no lograron tomar las calcomanías cuando se les mostraron fotos o videos de sí mismos;[90] esto indica que la idea que los niños tienen de sí mismos se desarrolla gradualmente a lo largo de los años preescolares. A la par, los niños desarrollan durante estos años la capacidad de entender distintos modelos de representación como espejos, fotos y videos.[91]

[84] A. Karmiloff-Smith, "Beyond modularity: Innate constrains and developmental change", en S. Carey y R. Gelman (eds.), *The epigenesis of mind: Essays on biology and cognition,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, Nueva Jersey, 1991; A. Karmiloff-Smith, "Constraints of representational change: Evidence from children's drawing", en G. Hatano (ed.), *Handbook of cognitive science,* Kyoritsu Shuppan, Tokio, 1992.

[85] J. Brooks-Gunn y M. Lewis, "Maternal responsivity in interactions with handicapped infants", *Child Development,* 55, 1984, pp. 872-893; M. Nielsen, T. Suddendorf y V. Slaughter, "Mirror self-recognition beyond the face", *Child Development,* 77, 2006, pp. 176-185.

[86] G. Gallup Jr., "Chimpanzees: Self-recognition", *Science of the USA,* 167, 1970, pp. 86-87; T. Suddendorf y A. Whiten, "Mental evolution and development: Evidence for secondary representation in children, great apes and other animals", *Psychological Bulletin,* 127, 2001, pp. 629-650.

[87] D. Reiss y L. Marino, "Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 98, 2001, pp. 5937-5942.

[88] J. Plotnik, F. B. M. de Waal y D. Reiss, "Self-recognition in an Asian elephant", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 103, 2006, pp. 17053-17057.

[89] H. Prior, A. Schwarz y O. Güntürkün, "Mirror-induced behavior in the magpie *(Pica pica):* Evidence of self-recognition", *PLoS Biol,* 6, 2008, p. e202.

[90] D. Povinelli, K. R. Landau y H. K. Perilloux, "Self-recognition in young children using delayed *versus* live feedback: Evidence of a developmental asynchrony", *Child Development,* 67, 1996, pp. 1540-1554; D. J. Povinelli y B. B. Simon, "Young's children's understanding of briefly versus extremely delayed images of the self: Emergence of the autobiographical stance", *Developmental Psychology,* 34, 1998, pp. 188-194.

[91] Véase también H. Skouteris, J. Spataro y M. Lazaridis, "Young children's use of a delayed video representation to solve a retrieval problem pertaining to self", *Developmental Science,* 9, 2006,

Otras investigaciones sugieren que algunos aspectos de la autoconciencia y la cognición explícita se desarrollan mucho antes. Por ejemplo, en niños de nueve meses de edad se puede observar imitación diferida,[92] lo cual implica imitar la conducta de un modelo después de un tiempo; se ha propuesto que la imitación diferida es una forma no verbal de memoria explícita. Hay evidencia que corrobora esta hipótesis que viene de estudios de adultos con daños en el hipocampo que no pueden adquirir conocimiento explícito nuevo pero sí pueden aprender conocimiento implícito nuevo. Por ejemplo, cuando se les da la tarea de dibujar con un espejo (es decir, hacer figuras viendo sus manos en un espejo) los pacientes adultos con daño en el hipocampo no recordaban haber hecho la tarea de un día al siguiente (memoria explícita), pero sí podían mejorar su desempeño como resultado de la práctica (memoria implícita);[93] esto indica un trastorno disociativo de la memoria explícita, mas no de la memoria implícita. Cuando estos pacientes hicieron tareas de imitación diferida similares a las del estudio de Bauer con niños (como observar una conducta nueva y reproducirla un día después), tuvieron un desempeño similar al de las tareas verbales de memoria explícita: no recordaban la conducta modelo y no podían reproducirla.[94] En estos hallazgos se basa el argumento de que la imitación diferida en los niños necesita de la memoria explícita no verbal.

La capacidad de los humanos de recordar explícitamente, o reexperimentar, el qué, dónde y cuándo de un evento se conoce como *memoria episódica* o *cronestesia* y es distinta de otras formas de memoria explícita, como la memoria semántica, en tanto que depende de un elemento autonoético, o una recuperación explícita de la experiencia de uno mismo en un episodio en particular.[95] Este tipo de memoria usualmente se describe como autobiográfica porque sucede desde la perspectiva de uno mismo. Actualmente hay poca evidencia que sugiera que la cronestesia sea una capacidad de los primates no humanos y este problema se debate intensamente.[96]

pp. 505-517; P. D. Zelazo, J. A. Sommerville y S. Nichols, "Age-related changes in children's use of external representation", *Developmental Psychology,* 35, 1999, pp. 1059-1071.

[92] Véase P. J. Bauer, *Remembering the times of our lives: Memory in infancy and beyond,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, Nueva Jersey, 2007.

[93] B. Milner, "Some effects of frontal lobectomy in man", en J. M. Warren y K. Akert (eds.), *The frontal granular cortex and behavior,* McGraw Hill, Nueva York, 1964, pp. 313-334.

[94] L. McDonough, J. L. Mandler, R. D. McKee y L. R. Squire, "The deferred imitation task as a nonverbal measure of declaratibe memory", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 92, 1995, pp. 7580-7584.

[95] E. Tulving, "Episodic memory and autonoesis: Uniquely human?", en H. S. Terrace y J. Metcalfe (eds.), *The missing ling in cognition: Origins of self-reflective consciousness,* Oxford University Press, Nueva York, 2005, pp. 3-56.

[96] Véase, por ejemplo, T. Suddendorf y J. Busby, "Mental time travel in animals?", *Trends in Cognitive Sciences,* 7, 2003, pp. 391-396.

Existe una excepción en el caso de los chimpancés enculturados en los que se observa imitación diferida.[97] Éstos (y otros hominoideos) son criados de una forma similar a los niños humanos porque sus "padres" les hablan, señalan cosas para que ellos las vean y les enseñan cuáles son las conductas propias de la infancia, como comer con una cuchara.[98] A diferencia de los chimpancés criados por sus madres biológicas, los chimpancés enculturados son criados de una forma atípica y como resultado pueden desarrollar habilidades cognitivas similares a las que se observan en niños de preescolar.[99] Por ejemplo, en experimentos de imitación diferida, los chimpancés observaron un modelo humano que manipulaba algunos objetos (martillaba un clavo de plástico en una tabla) y después de un periodo de 10 minutos o 24 horas se les daban los objetos. En todos los estudios se observó que los chimpancés enculturados tuvieron una mejor imitación diferida, a diferencia de los chimpancés criados por sus madres.

Bjorklund y sus colegas usaron una tarea de imitación para observar si los chimpancés enculturados podían generalizar una acción que habían observado: un modelo humano manipulaba un objeto; por ejemplo, tocaba unos címbalos. Después, los chimpancés recibían un objeto similar como una campana. Se observó en los chimpancés una imitación diferida clara (aunque en menor medida que cuando se usaron objetos idénticos). Los chimpancés generalizaron una conducta aprendida previamente; este hallazgo sugiere que pudieron recordar sus intenciones en el episodio inicial y que usaron esta información con objetos nuevos. Los chimpancés enculturados tienen la capacidad de representar sus propias intenciones y sus estados mentales previos para inferir cómo se deberían comportar en situaciones nuevas; esta capacidad es similar a la forma en que los humanos infieren y representan las intenciones de otros y la forma en que usan esta información para predecir las conductas ajenas. Esto indica que el último ancestro que compartimos con los chimpancés tenía una capacidad cognitiva que fue precursora de la cognición social.

Otros sostienen que otros animales tienen la capacidad de viajar mentalmente en el tiempo. Por ejemplo, Clayton y sus colegas[100] señalaron que la caza

[97] J. M. Bering, D. F. Bjorklund y P. Ragan, "Deferred imitation of object-related actions in human-reared, juvenile great apes", *Developmental Psychobiology,* 36, 2000, pp. 218-232; D. F. Bjorklund, J. Lunger, J. M. Bering y P. Ragan, "The generalization of deferred imitation in enculturated chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Animal Cognition,* 5, 2002, pp. 49-58; M. Tomasello, S. Savage-Rumbaugh y A. C. Kruger, "Imitative learning of actions on objects by children, chimpanzees, and encultured chimpanzees", *Child Development,* 64, 1993, pp. 1688-1705.

[98] J. Call y M. Tomasello, "The effects of human on the cognitive development of apes", en A. E. Russon, K. A. Bard y S. T. Parker (eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes,* Cambridge University Press, Nueva York, 1996, pp. 371-403.

[99] Véase D. F. Bjorklund y J. S. Rosenberg, *supra,* n. 33; J. Call y M. Tomasello, *supra,* n. 98.

[100] N. S. Clayton, T. J. Bussey y A. Dickinson, "Can animals recall the past and plan for the future?", *Nature Reviews Neuroscience,* 4, 2003, pp. 685-691; N. S. Clayton, J. M. Dally y N. J. Emery, "So-

de las charas pecho rayado *(Aphelcoma californica)* indica que tienen esta capacidad. Aunque parece difícil explicar el comportamiento de los pájaros sin suponer que pueden representarse a sí mismos, es poco probable que puedan viajar mentalmente en el tiempo como lo hacen los humanos. Se ha propuesto que la caza de las charas se basa en una serie de reglas condicionales que no requieren que los pájaros representen su objetivo. Para la mayoría de los animales, el medio para conseguir un objetivo, como cazar, no es distinto del objetivo mismo (saciar el hambre).

La cronestesia puede constituir la diferencia entre la cognición humana y la animal. Así como la generalización de la imitación diferida, la cronestesia es el escalón que separa la autoconciencia de la capacidad de razonar las intenciones de otros, pues conlleva la capacidad de imaginar cómo será la mente propia en el futuro.

La capacidad de viajar mentalmente al futuro le puede permitir a un animal predecir y responder de forma flexible al entorno. Imaginar situaciones futuras significa poder imaginar numerosas posibilidades. Esto le ayudó a nuestros ancestros a adaptarse a un entorno variable: si los individuos pueden manipular su entorno actual para que corresponda con la situación que han proyectado para el futuro, entonces han logrado adaptar el entorno de acuerdo con sus necesidades, en lugar de adaptarse ellos al entorno. El viaje mental al futuro también permite que un organismo pueda imaginar un objetivo, por lo que el aplazamiento de la gratificación es posible.[101] El aplazamiento de la gratificación también es facilitado por la capacidad inhibitoria que discutimos anteriormente. Además, la capacidad de ensayar le permite a los organismos pensar en el espacio del problema, representar un estado inicial y los medios para alcanzar un objetivo; también nos permite darnos cuenta de que un animal puede representar relaciones causales. Asimismo, los chimpancés tienen esta capacidad porque sólo necesitan una memoria de trabajo que pueda manejar tres fragmentos de información. En situaciones donde un organismo puede cooperar y competir *ad nauseam* es importante que pueda hacer predicciones sobre las posibilidades futuras.

Mulcahy y Call informaron que los bonobos y los orangutanes seleccionan, transportan y almacenan herramientas que usarían después para conseguir comida.[102] Debido a que la selección, el transporte y el almacenamiento de herramientas son acciones distintas a la búsqueda de comida en sí, se puede decir que

cial cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural psychologist", *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences,* 362, 2007, p. 507; N. S. Clayton y A. Dickinson, "Episodic-like memory during cache recovery by scrubjays", *Nature,* 395, 1998, pp. 272-274.

[101] P. Boyer, *supra,* n. 4.

[102] N. J. Mulcahy y J. Call, "How great apes perform on a modified trap-tube task", *Animal Cognition,* 9, 2006, pp. 193-199.

estos primates viajan mentalmente en el tiempo y pueden identificar un objetivo futuro, de tal forma que pueden conseguir los medios por los cuales resolverán dicho problema. Sin embargo, no sabemos con certeza si estos primates pueden representar el objetivo de conseguir comida. El almacenamiento de herramientas podría ser simplemente resultado del hambre y no un objetivo de la representación futura de sí mismos.[103] Por tanto, a partir de este estudio no se puede determinar si estos comportamientos indican la capacidad de representarse a sí mismos o de viajar mentalmente en el tiempo.

Si un animal demuestra la capacidad de ensayar, sin embargo, podríamos decir que sí es capaz de viajar mentalmente al futuro. Para examinar si los homínidos enculturados pueden beneficiarse del ensayo, unos investigadores le dieron un rompecabezas a un chimpancé, a un orangután y a niños de entre tres y siete años de edad.[104] Todos los sujetos lograron resolver el rompecabezas más rápido cuando pudieron estudiarlo por un momento antes de poder manipularlo. Este efecto, aunque importante, sólo fue marginal en los chimpancés y los orangutanes (sólo en un grupo pequeño de los primates); se necesitan más estudios para determinar si los primates no humanos pueden beneficiarse de un ensayo anterior. Sin embargo, esta evidencia es consistente con las conclusiones de Read sobre las habilidades que requieren que la memoria de trabajo tenga una capacidad mayor y que están en el margen de las capacidades de los chimpancés.

En resumen, estos estudios constituyen evidencia preliminar de que al menos algunos de nuestros parientes más cercanos pueden recordar explícitamente episodios previos e imaginar situaciones futuras. Distintas investigaciones han mostrado que primates no humanos poseen memoria explícita en algunos contextos y pueden razonar sobre su pasado y sus intenciones futuras. En otras palabras, actúan como si pudieran usar sus perspectivas pasadas. La capacidad de generalizar las intenciones y objetivos propios para resolver problemas futuros depende de la representación explícita, de la autoconciencia y del viaje mental al futuro. Estas habilidades parecen ser dos lados de la misma moneda y constituyen la base para hablar sobre las perspectivas de otros y para crear una teoría de la mente.

[103] T. Suddendorf, "Foresight and evolution of the human mind", *Science*, 312, 2006, pp. 1006-1007.

[104] S. M. O'Connell, *Theory of mind in chimpanzees*, tesis de doctorado, University of Liverpool, 1995; D. McAdam, "Conceptual origins, current problems, future directions, future decisions", en D. McAdam, J. D. McCarthy y M. N. Zald (eds.), *Comparative perspectives on social movements: Political opportunities, mobilizing structures and cultural framing*, Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 23-41.

Aprendizaje social

Como mencionamos antes, el epítome de la inteligencia humana es nuestra capacidad de transmitir información no genética a lo largo de las generaciones con mucha precisión por medio de la lengua y de otros procesos de aprendizaje social. Esto es la base de la cultura humana moderna. El aprendizaje social se refiere a situaciones en las que un individuo se comporta de forma similar a otros.[105] En los grupos donde hay una "gradiente de información",[106] lo cual significa que cada individuo sabe cosas distintas, un individuo progresará gracias a su capacidad para usar a los otros como fuentes de información. Los psicólogos comparativos marcan una diferencia entre distintos tipos de aprendizaje social con base en sus mecanismos subyacentes como: mejora local, mimetismo e imitación.[107] Estas formas de aprendizaje social son distintas de las que Tomasello y sus colegas llaman "imitación verdadera": el individuo sólo necesita tomar la perspectiva del otro para representar su objetivo y copiar el medio observado por el cual se consigue el objetivo.[108]

La manera más sofisticada de transmitir un conocimiento es por medio de la enseñanza, que requiere de un proceso bidireccional en el que el maestro debe entender lo que el alumno ya sabe y cuáles son sus objetivos y que el alumno entienda el objetivo del maestro.[109] Para que lo anterior sea posible es necesario entender que los demás tienen puntos de vista y objetivos propios.[110] El término que se usa para describir esta capacidad es la *teoría de la mente;* se basa en la capacidad de asumir que la gente tiene una "teoría" sobre cómo funciona su propia mente y la de los demás. De acuerdo con Wellman, las teorías de las personas se basan en el razonamiento sobre deseos y creencias.[111] La gente piensa que la conducta es el resultado de lo que uno desea o cree y que usualmente distintas personas tienen deseos y creencias distintos y a veces opuestos. La teoría de la men-

[105] C. Boesch y M. Tomasello, "Chimpanzee and human cultures", *Current Anthropology,* 39, 1998, p. 598.

[106] D. Dennett, "International systems in cognitive ethology: The 'panglossian paradigm' defended", *Behavioral and Brain Sciences,* 6, 1983, pp. 343-390.

[107] Véase M. Tomasello, *The cultural origins of human cognition,* Harvard University Press, Cambridge, 1999; M. Tomasello y J. Call, *Primate cognition,* Oxford University Press, Nueva York, 1997; S. C. Want y P. L. Harris, "How do children ape? Applying concepts from the study of non-human primates to the developmental study of 'imitation' in children", *Developmental Science,* 5, 2002, pp. 1-13.

[108] M. Tomasello, *supra,* n. 107; M. Tomasello, A. C. Kruger y H. H. Ratner, "Cultural learning", *Behavioral and Brain Sciences,* 16, 1993, pp. 495-552.

[109] T. M. Caro y M. D. Hauser, "Is there teaching in nonhuman animals?", *Quarterly Review of Biology,* 67, 1992, pp. 151-174; M. Tomasello *et al., supra,* n. 108.

[110] A. Bandura, "Towards psychology of human agency", *Perspectives on Psychological Science,* 2, 2006, pp. 164-180; M. Tomasello y M. Carpenter, "Shared intentionally", *Developmental Science,* 10, 2007, pp. 121-125.

[111] H. M. Wellman, *The child's theory of mind,* MIT Press, Cambridge, 1990.

te no se observa en niños menores de cuatro años.[112] La base necesaria para deducir las intenciones de otros es la capacidad de entender que las intenciones propias cambian a lo largo del tiempo; esta capacidad está basada en la autoconciencia.

Sabemos que los chimpancés, los orangutanes y los cetáceos transmiten información no genética a lo largo de las generaciones: transmiten por ejemplo formas de saludarse y de acicalarse. La gran capacidad de los chimpancés para aprender socialmente indica que ellos tienen la plasticidad conductual necesaria para adquirir nuevas habilidades cognitivas.[113] Sin embargo, los chimpancés no pueden usar formas más avanzadas de imitación observadas en niños pequeños, pero sí usan métodos que no son tan demandantes cognitivamente pero a veces son más eficientes. Por ejemplo, después de observar un modelo que muestra una serie de pasos (relevantes e irrelevantes) para abrir una caja transparente, niños de entre tres y cuatro años imitaron todas las acciones para abrir la caja y obtener la recompensa, aunque podían ver qué acciones eran irrelevantes.[114] A diferencia de los niños, los chimpancés adoptaron el objetivo del modelo y sólo imitaron las acciones relevantes.[115] Hay menos evidencia que sugiera que los chimpancés pueden entender las perspectivas de otros o que pueden convertirse en maestros.[116]

Por ejemplo, Premack y Woodruff señalan que la chimpancé Sarah entendió el objetivo de un modelo humano porque cuando observó el video de una mujer que intentaba abrir una puerta cerrada Sarah eligió la imagen de una llave. Sin embargo, Savage-Rumbaugh, Rumbaugh y Boysen informaron que sus simios eligieron una llave después de ver la imagen de un cerrojo, sin necesidad de que hubiera una presencia humana en la escena, lo cual sugiere que el desempeño de Sarah sólo es evidencia de un aprendizaje asociativo y no de la capacidad de entender las intenciones y objetivos ajenos (que resultan en una conducta). En conclusión, no es claro si los simios pueden entender las intenciones de otros, aunque sí tienen las capacidades necesarias para aparentar que razonan de esta forma.

[112] H. M. Wellman, D. Cross y J. Watson, "Meta-analysis of theory-of-mind development: The truth about false belief", *Child Development,* 72, 2001, pp. 655-684.

[113] J. Call, M. Carpenter y M. Tomasello, "Copying results and copying actions in the process of social learning: chimpanzees *(Pan troglodytes)* and human children *(Homo sapiens)*", *Animal Cognition,* 8, 2005, pp. 151-163; V. Horner y A. Whiten, "Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees *(Pan troglodytes)* and children *(Homo sapiens)*", *Animal Cognition,* 8, 2005, pp. 164-181.

[114] V. Horner y Whiten, *supra,* n. 113.

[115] K. Nagell, R. Olguin y M. Tomasello, "Processes of social learning in the tool use of chimpanzees *(Pan troglodytes)* and human children *(Homo sapiens)*", *Journal of Comparative Psychology,* 107, 1993, pp. 174-186.

[116] R. Fouts, *Next of kin: My conversations with chimpanzees,* William Morrow & Company, Nueva York, 1997; M. Tomasello y J. Call, *supra,* n. 107; A. Whiten, V. Homer, C. Litchfield y S. Marshall-Peseini, "How do apes ape?", *Learning and Behaviour,* 32, 2004, pp. 36-52.

Representar las intenciones de otros no es necesario pero sí eficiente

Al parecer algunos animales pueden aprender a partir de las relaciones causales; asocian un estímulo específico con su respuesta subsecuente. Por ejemplo, las ratas aprenden a evitar comida que ha sido envenenada una vez que las ha enfermado; se comportan como si entendieran que este tipo específico de comida las enferma.[117] La capacidad social humana nos obliga a razonar causas para prevenir conductas. Se puede predecir cualquier conducta a partir del aprendizaje del estímulo que la causa; las ratas aprenden al asociar la comida envenenada con el vómito. Sin embargo, cuando prevenir comportamientos se vuelve más demandante, ya no es suficiente aprender la asociación entre cada estímulo y cada respuesta. Por ejemplo, cualquier conducta (como la agresión) puede tener varias causas, como la presencia de comida, la presencia de individuos ajenos al grupo social o rivales, etc. La tarea de asociar todos estos estímulos con sus causas es demasiado ardua. Entonces, en entornos socialmente variables, donde numerosos estímulos pueden provocar numerosas conductas, es más eficiente predecir las acciones de otros si se piensa que existe una variable oculta, como una intención o un objetivo.

Además de resolver el problema de la variabilidad del entorno social, entender a los demás como agentes con intenciones le ayuda a los organismos a navegar por un entorno en el que la información es inestable; es decir, que la conducta de los individuos no siempre refleja sus estados internos.[118] En otras palabras, la capacidad de un individuo de evitar que lo engañen es proporcional a su capacidad para deducir las intenciones de otros, en especial cuando la combinación de cooperación y competencia cambia de manera constante.[119] Por ejemplo, inferir que un miembro de la misma especie demuestra una conducta agresiva con la intención de jugar le permite al individuo responder de forma juguetona y así evitar un desastre. Entonces, entre más socialmente complejo sea el grupo de un organismo, mayor capacidad debe tener para identificar las intenciones detrás de las conductas de los demás. La forma más eficiente de entender las intenciones ajenas es adoptar la perspectiva del otro (¿qué haría yo?, ¿qué pensaría en esta situación?). Esta habilidad también es útil cuando se transmite información,

[117] J. Garcia y R. A. Koelling, "Relation of cue to consequence in avoidance learning", *Psychonomic Science*, 4, 1996, p. 123.

[118] K. Sterelny, "Primate worlds", en C. M. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition*, MIT Press, Boston, 2000, pp. 143-162.

[119] A. Whiten, "Imitation, pretence and mindreading: Secondary representation in comparative primatology and developmental psychology", en A. E. Russon, K. A. Bard y S. T. Parker (eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes,* Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 300-324.

especialmente en la enseñanza. Los humanos tenemos esta capacidad desde los primeros años de vida; en niños pequeños se puede observar la atención conjunta.[120] Sin embargo, el razonamiento sobre los deseos y creencias, como lo hemos mencionado, no se observa sino hasta los cuatro años de edad.

No conocemos evidencia que sugiera que los chimpancés enculturados tienen la capacidad de aprobar tareas de creencias falsas al menos en condiciones controladas.[121] Sin embargo, hay varias investigaciones que examinan las formas en que ellos razonan las intenciones ajenas. Por ejemplo, la atención compartida requiere una interacción entre el observador, otro individuo y un objeto. Por ejemplo, yo puedo hacer que mi perra vea un juguete al apuntar mi mirada o mi dedo hacia él; ésta es una forma de comunicación referencial. Si mi perra puede seguir mi mirada o mi dedo y detectar el juguete, eso probablemente indica que la perra infiere que yo veo algo que ella no ve (puede imaginar una perspectiva que no es la propia) y que quiero que ella lo vea. Entender que otros tienen conocimientos distintos a los propios y que sus conductas tienen intenciones subyacentes es la base de la teoría de la mente. Desafortunadamente mi perra no puede aprobar esta tarea.

Aunque hay cierta evidencia que indica que los chimpancés e incluso los monos pueden seguir la mirada de otro individuo en algunos casos,[122] aún se debate si en realidad pueden entender que "ver es conocer". La mayoría de los investigadores sostienen que no hay evidencia que indique que los chimpancés enculturados son capaces de mantener la atención compartida.[123] Otros difieren pues afirman que los chimpancés en cautiverio señalan la comida sólo cuando están con quien los cuida.[124] Hay otras investigaciones que sostienen la idea de

[120] R. Brooks y A. Meltzoff, "The importance of eyes: How infants interpret adult looking behavior", *Developmental Psychology,* 38, 2002, pp. 958-966; G. Gergely, Z. Nadasdy, G. Csibra y S. Biró, "Taking the intentional stance at 12 months of age", *Cognition,* 56, 1995, pp. 165-193; G. Gergely, H. Bekkering e I. Király, "Developmental psychology: Rational imitation in preverbal infants", *Nature,* 415, 2002, p. 755; U. Liszkowski, M. Carpenter y M. Tomasello, "Pointing out news, old news, and absent referents at 12 months of age", *Developmental Science,* 10, 2007, pp. F1-F7; U. Liszkowski, M. Carpenter, T. Striano y M. Tomasello, "12- and 18-month-olds point to provide information for others", *Journal of Cognition and Development,* 7, 2006, pp. 173-187; A. N. Meltzoff, "What infant memory tells us about infantile amnesia: Long-term recall and deferred imitation", *Journal of Experimental Child Psychology,* 59, 1995, pp. 497-515.

[121] J. Call y M. Tomasello, "A nonverbal false belief task: The performance of children and great apes", *Child Development,* 70, 1999, pp. 381-395; E. Herrmann *et al., supra,* n. 83.

[122] J. M. Bering y D. J. Povinelli, "Comparing cognitive development" en D. Maestripieri (ed.), *Primate psychology,* Harvard University Press, Cambridge, 2003, pp. 205-233; J. Bräuer, J. Call y M. Tomasello, "All great ape species follow gaze to distant locations and ground barriers", *Journal of Comparative Psychology,* 119, 2005, pp. 145-154.

[123] E. Herrmann *et al., supra,* n. 83; M. Tomasello y M. Carpenter, *supra,* n. 83.

[124] D. A. Leavens, W. D. Hopkins y K. A. Bard, "Understanding the point of chimpanzee pointing: Epigenetics and ecological validity", *Current Directions in Psychological Science,* 14, 2005, pp. 185-189.

que los chimpancés entienden que los "ojos tienen conocimiento".[125] En estos estudios se observó que los chimpancés de bajo rango sólo tomaban comida de una habitación cuando los chimpancés de alto rango no podían verlos. Esto quiere decir que los chimpancés entienden que cuando otro miembro de la misma especie ve un objeto, este miembro sabe que el objeto está ahí; además, los chimpancés usan esta información para su beneficio, en este caso para saber cuándo pueden tomar la comida (o cuándo no).

En los chimpancés esta habilidad es más limitada que en los humanos. Por ejemplo, Povinelli y Eddy demostraron que los chimpancés prefieren pedirle comida a un humano que los ve a uno que no los ve. Sin embargo, la elección fue aleatoria cuando a los humanos se les cubrieron los ojos.[126] A partir de los resultados de Povinelly y Eddy, Gomez entrenó chimpancés para atraer la atención de sus entrenadores.[127] En un entorno natural, si un miembro está frente a otro es muy probable que en algún momento se vean. Así, ver que la cara de otro es visible puede ser suficiente para que los primates entiendan que les están poniendo atención (o al menos que les podrían poner atención). Gomez observó que sus chimpancés tuvieron un mejor desempeño que el de los de Povinelli y Eddy, por lo que concluyó que los chimpancés tienen un conocimiento implícito (y que depende del contexto) de cómo manipular y usar la atención, pero no tienen acceso explícito a la representación de lo que otros ven y, por tanto, no pueden adoptar una perspectiva ajena, por lo que no pueden representar lo que una persona con ojos vendados puede ver (o no puede ver).[128]

Aparentemente los chimpancés enculturados son una excepción pues se ha demostrado que tienen la capacidad de imitar una acción mucho después de haber visto al modelo (imitación diferida) y de imitar una acción inmediatamente después de ver al modelo. Por ejemplo, Buttelmann y sus colegas usaron un procedimiento en el que chimpancés enculturados observaron a un modelo humano que usaba una parte extraña del cuerpo para operar un aparato (como su frente para prender una luz), una vez con las manos ocupadas y otra con las manos libres.[129]

[125] B. Hare, J. Call y M. Tomasello, "Do chimpanzees know what conspecifics know?", *Animal Behaviour,* 61, 2001, pp. 139-151; B. Hare, J. Call, B. Agentta y M. Tomasello, "Chimpanzees know what conspecifics do and do not see", *Animal Behaviour,* 59, 2000, pp. 771-785.

[126] D. Povinelli y T. J. Eddy, "Factors of influencing young chimpanzees' *(Pan troglodytes)* recognition of attention", *Journal of Psychology,* 110, 1996, pp. 336-345.

[127] J. C. Gomez, "Ostentive behavior in great apes: The role of eye contact", en A. E. Russon (ed.), *Reaching into thought: The mind of great apes,* Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 131-152.

[128] Para una explicación de niños humanos de 10 a 12 meses que pueden realizar esta tarea, véase recuadro II.3 y K. Sterelny, *supra,* n. 118; R. Brooks y A. Meltzoff, *supra,* n. 120; R. Brooks y A. Meltzoff, "The development of gaze and its relation to language", *Developmental Science,* 8, 2005, pp. 535-543.

[129] D. Buttelmann, M. Carpenter, J. Call y M. Tomasello, "Enculturated chimpanzees imitate rationally", *Developmental Science,* 10, 2007, pp. F31-F38.

RECUADRO II.3. ¿PARA VER SE NECESITA CONOCER?

Los niños seguirán la mirada de un adulto aun cuando éste cierre sus ojos, pero no la seguirán si el adulto se venda los ojos.[a] ¿Cuál es la diferencia?

Meltzoff y Brooks[b] sugieren que parpadear es un movimiento biológico que los niños han experimentado, mientras que la venda no les es familiar. Los niños abren y cierran sus ojos, eso crea un marco de referencia con el que pueden entender el parpadeo ajeno, mientras que la venda es totalmente desconocida: es una experiencia que no pueden ellos simular al observarla en otros. Meltzoff y Brooks examinaron la importancia de la experiencia propia para entender a los demás y predijeron que si a los niños se les ponía una venda en los ojos podrían entender que otras personas con ojos vendados tampoco pueden ver. En esta investigación, niños de 12 meses de edad usaron vendas opacas o translúcidas por aproximadamente tres minutos. Los niños que usaron la venda opaca lograron luego generalizar la experiencia y no siguieron la mirada de los adultos vendados; los niños de la venda traslúcida siguieron casi siempre la mirada del adulto vendado.

En un segundo experimento se usó una venda que parecía opaca pero en realidad era translúcida en niños de 18 meses. A diferencia de los niños a los que sí se les vendaron los ojos, estos niños siguieron la mirada de los adultos vendados como si éstos pudieran ver. Estos hallazgos complementan los del primer experimento pues sugieren que el desarrollo de los niños no simplemente se "acelera" por medio de la experiencia (por ejemplo, entender las propiedades de barreras opacas), sino que usar una venda aparentemente opaca les da la base para interpretar la conducta de otras personas que tienen los ojos vendados.

Juntos, estos hallazgos sugieren que los niños usan su propia experiencia para entender la experiencia de otros en el contexto del aprendizaje social. Esta aplicación no es simplemente el despliegue de un plan de desarrollo predeterminado; Meltzoff y Brooks sostienen que "la experiencia propia constituye un mecanismo de aprendizaje social: entre más experimentan los niños, su entendimiento de las mentes de otros es mejor y su comportamiento se enriquece y refina".[c] La forma en que los niños usan la experiencia es bidireccional; esto significa que los niños aprenden sobre los atributos psicológicos asociados a la conducta al usar su experiencia para entender la de otros y usan la experiencia de otros para entender la propia (a partir de la observación de otros). Esta demostración es relevante en tanto que ilustra la importancia de la plasticidad y de las experiencias nuevas en el aprendizaje social durante el desarrollo temprano.

[a] R. Brooks y A. Meltzoff, "The importance of eyes: How infants interpret adult looking behavior", *Developmental Psychology,* 38, 2002, pp. 958-966.

[b] A. Meltzoff y R. Brooks, "Self-experience as a mechanism fur learning about other: A training study in social cognition", *Developmental Psychology,* 44, 2008, pp. 1257-1265.

[c] *Ibid.,* p. 1264.

Gergely, Bekkering y Király usaron un paradigma similar con niños de 14 meses de edad.[130] Así como en los hallazgos de Gergely y sus colegas, los chimpancés imitaron racionalmente y usaron partes extrañas del cuerpo cuando las manos del modelo estaban libres y usaron sus manos cuando las del modelo estaban ocupadas. Estos hallazgos indican que los chimpancés enculturados probablemente son capaces de representar los objetivos de otros, cuando menos en circunstancias controladas.[131]

[130] G. Gergely, H. Bekkering e I. Király, *supra,* n. 120.

[131] Véase también J. N. Wood, D. D. Glynn, B. C. Phillips y M. D. Hauser, "The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates", *Science,* 317, 2007, pp. 1402-1405.

Incluso si las habilidades sociocognitivas de los chimpancés son menores a las de niños humanos de preescolar,[132] a partir de las investigaciones que hemos revisado podemos decir que de cierta forma los chimpancés sí entienden los estados psicológicos de otros individuos. Las investigaciones también indican que los chimpancés (y, por lo tanto, el último ancestro que compartimos con ellos) tienen la base de un sistema cognitivo similar al humano y tienen la plasticidad neuronal que les permite modificar su conducta y cognición en respuesta a las condiciones del entorno. Nosotros creemos que esta plasticidad cognitiva fue un componente necesario para los cambios cognitivos que ocurrieron en la línea de los homínidos durante los últimos cinco o siete millones de años. Además, el hecho de que en los chimpancés enculturados se observe la mayoría de las formas de cognición humana (al menos de la cognición social) indica que las primeras experiencias, probablemente a cargo de sus madres, son el impulso detrás de estos cambios.[133] Hay investigaciones con numerosos mamíferos que indican que la transmisión intergeneracional epigenética de la conducta (tipos de apego, reacciones al estrés) se adquiere durante el desarrollo temprano, por lo que las madres probablemente son la causa de los cambios ambientales.[134]

Nosotros pensamos que las habilidades cognitivas humanas surgieron a partir de la confluencia de un gran cerebro, un largo periodo juvenil y la vida en grupos socialmente complejos. También creemos que la flexibilidad neuronal y cognitiva de los primeros homínidos creó las condiciones para que se modificara la cognición de tal forma que (como resultado de las experiencias tempranas) se crearan nuevos fenotipos que después estuvieron sujetos a la selección natural. Además, debido a la omnipresencia de los efectos maternos en el desarrollo de los mamíferos,[135] pensamos que ellas probablemente son la fuente de la herencia epigenética en la evolución sociocognitiva humana. Las condiciones ecológicas que provocaron cambios en la conducta de sólo un puñado de madres pudieron causar descendientes con mejores habilidades sociocognitivas. Si estos individuos lograron reproducirse, su gran capacidad para tratar con otros miembros de su especie se pudo heredar a sus descendientes y esparcirse en la población.

[132] E. Herrmann *et al., supra,* n. 83.

[133] D. G. Bjorklund, *supra,* n. 50; D. F. Bjorklund, F. Grotuss y A. Csinady, "Maternal effects, social cognitive development, and the evolution of human intelligence", en D. Maestripieri y J. Mateo (eds.), *Maternal effects in mammals,* Chicago University Press, Chicago, 2009.

[134] F. A. Champagne y J. P. Curley, "Epigenetic mechanisms mediating the long-term effects of maternal care on development", *Neuroscience and Behavioral Reviews,* 33, 2009, pp. 593-600; M. J. Meaney, "Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations", *Animal Review of Neuroscience,* 2, 2001, pp. 116-192; S. J. Suomi, "How gene-environment interactions shape biobehavioral development: Lessons from studies with rhesus monkeys", *Research in Human Development,* 1, 2004, pp. 204-222.

[135] D. Maestripieri y J. Mateo (eds.), *Maternal effects in mammals,* Chicago University Press, Chicago, 2009.

Conclusiones

Al escribir este capítulo intentamos transmitir información y conocimiento al lector de tal forma que sea una base sobre la cual se pueda construir más conocimiento. Al reflexionar sobre los argumentos y la evidencia que hemos reunido, el lector se da cuenta de cómo esta información se relaciona con sus conocimientos previos y con el conocimiento que obtendrá en el futuro; el lector adquiere conocimiento de forma acumulativa. Durante este proceso de transmisión de conocimiento, hicimos el esfuerzo de tomar la perspectiva del lector y entender qué conocimientos ya tenía y lo que quería aprender.

De esta forma, este capítulo constituye un ejemplo de lo que hace a los humanos extraordinariamente inteligentes y de cómo llegamos a ser de esta forma: la capacidad de considerar la perspectiva de otros es fundamental para que los humanos puedan transmitir información cultural, sobrevivir en un grupo social y acumular inteligencia; esta capacidad nos distingue de cualquier otra especie. La capacidad de heredar conocimiento de esta forma (en la que la inteligencia de una generación se acumula con la inteligencia de las generaciones anteriores) no se observa en otras especies, al menos no en el grado en que ocurre en el humano, el cual debió evolucionar en algún momento de la historia filogenética humana posterior a la separación de la línea que resultó en los humanos modernos de la línea de chimpancés y bonobos contemporáneos.

Nosotros pensamos que condiciones variables ecológicas y sociales propiciaron un periodo juvenil largo, un gran cerebro y una inteligencia general superior a la de otras especies. Como resultado logramos evolucionar la autoconciencia explícita necesaria para resolver problemas avanzados y la habilidad de entender la perspectiva de otros y razonar el estado mental propio y el de los demás. A su vez, la mayor complejidad de las habilidades sociocognitivas en una población provocó aumentos en la complejidad social, lo cual resultó en una carrera por incrementar el intelecto social dentro de la especie, una carrera que aún hoy continúa (este capítulo constituye una evidencia de la carrera porque su objetivo es mejorar nuestros conocimientos sobre estos procesos). El intrincado entorno social actual en el que la información se transmite rápidamente y con precisión provoca recíprocamente que las habilidades intelectuales se desarrollen vertiginosamente, de la misma forma en que sucedió a lo largo de la historia filogenética humana.

III. LA COOPERACIÓN COMO UN PROBLEMA CLÁSICO DE LA BIOLOGÍA CONDUCTUAL

Michael E. Price

La cooperación es, y siempre ha sido, un aspecto fundamental de la sociedad humana: la cooperación en el intercambio económico y en grupos, equipos y organizaciones de todo tipo (religiosos, políticos, militares, recolectores) es una característica que define nuestra especie. La cooperación también ha sido un problema importante para la biología conductual durante décadas; ha sido un reto que ha propiciado avances científicos y también un rompecabezas que ha generado mucha confusión. Debido a la importancia de la cooperación en la vida social humana y como rompecabezas científico, investigadores de distintas disciplinas han estudiado la evolución de la cooperación humana desde la perspectiva de la biología, la psicología y todas las ciencias sociales durante décadas. En este capítulo revisaré la historia de los intentos más importantes por explicar la cooperación y propondré algunos de los caminos futuros que deberíamos tomar para seguir mejorando nuestro entendimiento de este importante tema.

¿Por qué la cooperación ha representado un problema para la biología?

La cooperación ha representado un problema para los biólogos sobre todo porque usualmente conlleva conductas altruistas. El altruismo tradicionalmente se define en biología como la acción que disminuye la aptitud de un individuo y mejora la aptitud de otro.[1] Tooby y Cosmides señalan que la definición es problemática porque no considera la utilidad adaptativa del altruismo, es decir, la medida en que el altruismo fue diseñado por la selección natural con el objetivo de beneficiar a otro individuo. Por ejemplo, una palomilla que voló hacia una telaraña beneficiará la aptitud de la araña en detrimento de la suya; sin embargo, este "altruismo" será el resultado de la depredación de la araña y no de un me-

[1] W. D. Hamilton, "The genetical evolution of social behaviour, I-II", *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1964, pp. 1-52; J. Maynard-Smith, "Group selection and kin selection", *Nature,* 201, 1964, pp. 1145-1147; G. C. Williams y D. C. Williams, "Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects", *Evolution,* 11, 1957, pp. 32-39.

canismo funcional de las palomillas que evolucionó para beneficiar arañas.[2] Por tanto, una definición más precisa de altruismo sería el comportamiento diseñado por la selección para beneficiar la aptitud ajena en detrimento de la propia.[3]

La cooperación se puede definir en términos generales como dos o más entidades biológicas que actúan de forma conjunta para lograr un objetivo común. El mundo biológico está repleto de conductas cooperativas. Por ejemplo, una madre que amamanta y su bebé tienen el mismo objetivo: que el bebé reciba alimento. Cuando se compra un paquete de chicles, tanto el comprador como el tendero tienen el objetivo de hacer una transacción. En especies multicelulares, distintos tipos de células especializadas actúan en conjunto para ayudarse entre sí porque todas tienen el objetivo de promover la supervivencia y la reproducción del organismo. Todos los miembros de una colmena de abejas buscan beneficiar a la colonia y se sacrificarán para defenderla. Los lobos cazan en grupos para matar a un ciervo que compartirán. Cabe señalar que todos éstos son ejemplos de altruismo porque sus actores incurren en algún tipo de costo de aptitud (como el gasto de energía y tiempo, la capacidad de frenar los impulsos egoístas propios o incluso el autosacrificio) para actuar de tal forma que la aptitud de los beneficiarios aumente.

Además de ser central para la cooperación, el altruismo es también uno de los temas históricamente más problemáticos de la biología evolutiva. El altruismo ha alcanzado este estatus porque parece retar la idea de que el motor primario de la adaptación por medio de la selección natural, como lo describe Darwin, es la competencia reproductiva entre individuos.[4] ¿No deberían todos los genes que controlan la conducta enfocarse en que los individuos sean mejores que sus rivales en la lucha por la supervivencia y la reproducción, en lugar de beneficiar altruistamente a estos rivales? Los genes que beneficien a rivales y le generen un costo al individuo, ¿no deberían ser eliminados durante el proceso de selección natural? Estas básicas preguntas provocaron que en las últimas décadas muchos biólogos hicieran grandes esfuerzos por entender la cooperación. El mismo Darwin pensaba que la cooperación constituía una amenaza potencial para su teoría: "Si se pudiera probar que cualquier parte de la estructura de cualquier especie se formó exclusivamente para el beneficio de otra especie, eso aniquilaría mi teoría, porque esa parte no pudo ser el resultado de la selección natural".[5]

[2] J. Tooby y L. Cosmides, "Friendship and the Banker's Paradox: Other pathways to the evolution of adaptations for altruism", en W. G. Runciman, J. Maynard Smith y R. I. M. Dunbar (eds.), *Evolution of social behaviour patterns in primates and man. Proceedings of the British Academy,* 88, 1996, pp. 119-143.

[3] *Idem.*

[4] C. Darwin, *The origin of species,* Mentor, Nueva York, 1859/1958.

[5] *Ibid.,* p. 190.

Un siglo después E. O. Wilson todavía pensaba que el altruismo era el "problema teórico central de la sociobiología".[6]

El cuadro III.1 ayuda a definir el altruismo en el contexto de otros tipos de acción social. En él, la *acción social* se refiere a cualquier conducta que tenga un efecto negativo o positivo en la aptitud de otro individuo (el *receptor*). Dos de estas conductas, egoísmo y daño costoso, no son cooperativas. Debido a que el egoísmo conlleva una ganancia de aptitud para su actor, no representa un reto para la teoría de Darwin; pero el daño costoso es más problemático.[7] El daño costoso, una acción costosa que daña al receptor pero que no representa un beneficio para el actor, no debería ser favorecido por la selección natural; en consecuencia, raras veces se observa en la naturaleza.[8] Las otras dos conductas del cuadro III.1, el altruismo y el mutualismo, se pueden pensar como tipos de cooperación. El altruismo, como una acción que daña al actor pero que beneficia al receptor, representa el problema que es el tema central del presente capítulo. El mutualismo, una acción que beneficia a ambos participantes, es mucho menos problemática. Sin embargo, en realidad, el mutualismo y el altruismo son más difíciles de distinguir de lo que sugiere el cuadro III.1. Por ejemplo, el *altruismo recíproco* puede incluir un largo proceso de intercambio mutuamente benéfico.[9] Un actor del altruismo recíproco puede beneficiar a un receptor y mucho después recibir un beneficio de él. A largo plazo, esta acción corresponde en mayor medida con lo que el cuadro III.1 define como *mutualismo,* pero a corto plazo (antes de que el actor reciba el beneficio recíproco) será más parecido al *altruismo.*

CUADRO III.1. *Acciones sociales clasificadas de acuerdo con los efectos en la aptitud del actor y el receptor*

		Efecto en el receptor	
		+	–
Efecto en el actor	+	Mutualismo	Egoísmo
	–	Altruismo	Daño costoso

Cada una de estas cuatro acciones sociales puede tener efectos positivos (+) o negativos (–) para su actor o receptor.

FUENTE: Basado en T. Pizzari y K. R. Foster, "Sperm sociality: Cooperation, altruism, and spite", *PLoS Biology,* 6, 2008, p. e130.

[6] E. O. Wilson, *Sociobiology: The new synthesis,* Harvard University Press, Cambridge, 1975/2000, p. 3.

[7] W. D. Hamilton, "Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model", *Nature,* 228, 1970, pp. 1218-1220.

[8] K. R. Foster, T. Wenseleers y F. L. W. Rarnieks, "Spite: Hamilton's unproven theory", *Annales Zoologici Fennica,* 38, 2001, pp. 229-238.

[9] R. L. Trivers, "The evolution of reciprocal altruism", *The Quarterly Review of Biology,* 46, 1971, pp. 35-57.

Más adelante hablaremos de las diferencias entre el altruismo recíproco y el mutualismo; en este momento sólo lo mencionamos para aclarar que el cuadro III.1 simplifica en exceso una realidad compleja.

Soluciones del rompecabezas a nivel individual: replicadores egoístas, vehículos cooperativos

Como se verá a lo largo del capítulo, aún no se han resuelto importantes problemas relacionados con el tema de la evolución de la cooperación altruista. Sin embargo, podemos decir con seguridad que hemos progresado en el estudio de este problema desde la era de Darwin. Mucho de este progreso ocurrió después de que los biólogos empezaron a enfocarse en genes replicantes en lugar de en individuos reproductivos. El teórico más influyente fue Hamilton, quien promovió la idea de que el gen se debería pensar fundamentalmente como la unidad de selección y como la unidad de análisis de la biología evolutiva y conductual. A partir de la perspectiva de Hamilton, aparece por sí misma una solución para el problema: los genes propician la cooperación como un medio para promover su propia replicación. Pero ¿cómo pueden los genes propiciar su propia replicación al construir individuos cooperativos?

Los genes se replican al construir individuos que buscan ayudar a los genes a replicarse; es decir, individuos que actúan para promover su propia aptitud inclusiva (o, técnicamente, que actúan de tal forma que en el pasado ancestral promovieron la aptitud inclusiva). En otras palabras, los genes son "replicadores" y los individuos son "vehículos" que los genes construyen para replicarse.[10] Como vehículos fundamentales de selección, los individuos reciben de los genes muchas adaptaciones que les ayudan a comportarse en formas que promueven su aptitud. Por lo tanto, cuando los investigadores intentan entender cómo evolucionó la aptitud, usualmente examinan las formas en que los individuos se adaptaron para promover la cooperación. Este enfoque siempre ha sido una característica fundamental de la biología evolutiva moderna en el estudio de la adaptación a nivel individual; la teoría de Darwin de la adaptación por selección natural, por ejemplo, fue esencialmente una teoría de adaptación individual.

Sin embargo, las investigaciones sobre la cooperación no siempre piensan a los individuos como vehículos de selección, sino que también estudian otros vehículos (en especial, a los grupos sociales). En muchas especies los individuos cooperan en grupos; se puede pensar en los grupos como importantes vehículos de selección porque son organizaciones que los genes producen como medio

[10] R. Dawkins, *The selfish gene,* Oxford University Press, Oxford, 1976.

para promover su propia replicación. Sin embargo, si los individuos y los grupos son importantes vehículos de selección, ¿a qué nivel de selección deberíamos buscar evidencia de la adaptación? Este problema usualmente se presenta en el contexto de discusiones sobre la selección a nivel grupal y selección multinivel; hablaremos de esto más adelante. Primero, sin embargo, revisaremos las teorías que se enfocan en el individuo como el vehículo primario de selección. Estas teorías buscan resolver el problema de la cooperación generalmente de dos formas: sugieren que los genes cooperativos se benefician de las réplicas de sí mismos localizadas en otros individuos o sugieren que los individuos cooperativos, de una manera u otra, generan para sí un beneficio al cooperar.

Cooperación que favorece genéticamente al individuo (selección de parentesco y altruismo de barba verde)

Selección de parentesco

El hallazgo fundamental de Hamilton es que un gen puede replicarse no sólo al promover la reproducción del vehículo que lo contiene, sino también al promover la reproducción de otros individuos que tengan copias exactas de sí mismo. Por ejemplo, si el individuo 1 y el individuo 2 tienen copias exactas del gen A, entonces la copia del gen A localizada en el individuo 1 puede crear réplicas exactas de sí mismo al promover la reproducción del individuo 1 y del individuo 2. El problema central que el gen debe resolver para poderse favorecer de esta forma es cómo "saber" si una réplica suya reside en otro individuo. Una forma relativamente fiable de obtener este conocimiento es determinar la probabilidad de que el individuo sea un pariente genético, pues entre más relacionados genéticamente estén dos individuos, más probable será que compartan genes idénticos. Si el individuo 1 y el individuo 2 son hermanos, por ejemplo, entonces la probabilidad de que tengan dos alelos idénticos es de 1/2 (porque heredaron el alelo de su padre o el alelo de su madre). Esta probabilidad se conoce como el *coeficiente de parentesco;* éste disminuye rápidamente cuando la distancia genética se incrementa. Por ejemplo, el coeficiente entre medios hermanos, entre tíos y sobrinos y entre abuelos y nietos es 1/4 y se reduce a 1/8 entre primos hermanos y a 1/32 entre primos segundos.

Hamilton incorporó este coeficiente en una fórmula simple que conocemos como la *regla de Hamilton* que establece que el altruismo probablemente evolucionará cuando $rB > C$, donde r es el coeficiente de parentesco, B es el beneficio para el receptor y C es el costo para el altruista. Es decir, para que la selección natural favorezca un acto de altruismo entre hermanos ($r = 1/2$), el beneficio para

el receptor debe ser al menos dos veces mayor que el costo para el altruista. La regla de Hamilton prevé que el altruismo tendrá una mayor probabilidad de evolucionar cuando los dos actores tienen una relación de parentesco y cuando el beneficio para el receptor es grande y el costo para el altruista es pequeño. Después de la publicación de la teoría de Hamilton se agregaron nuevos términos al léxico de la biología. Si un gen causa un acto de altruismo para beneficiar una copia de sí mismo localizada en otro cuerpo, entonces podemos decir que el altruista incrementó su "aptitud inclusiva". Así, un acto que perjudica la aptitud en términos de Darwin (la aptitud clásica) podría favorecer la aptitud inclusiva. El proceso que regula la evolución de conductas que favorecen la aptitud inclusiva entre parientes genéticos se conoce como *selección de parentesco* o *selección familiar*.

Hamilton no fue el primero en darse cuenta de la relación entre el parentesco genético y el altruismo.[11] Sin embargo, su generalización y formalización de esta idea nos llevó a conocerlo como el padre de la selección de parentesco. Esta teoría significa un gran triunfo científico porque es simple y explica numerosas conductas en una gran variedad de especies. Nos explica los altos niveles de altruismo que constantemente observamos entre parientes en numerosas especies, incluyendo humanos y otros primates.[12] Además, la selección de parentesco nos ayuda a contestar viejas preguntas sobre conductas cooperativas, en particular las de especies eusociales, especies extraordinariamente cooperativas caracterizadas por conductas como la división de labores y el cuidado cooperativo de las crías. El orden de insectos *Hymenoptera*, en el que se encuentran hormigas, abejas y avispas, incluye muchas especies eusociales. Entre las colonias de estas especies observamos distintas castas, como trabajadores y soldados estériles; esto desconcertó a Darwin pues la existencia de castas estériles parecía debilitar su teoría de adaptación por selección natural: ¿cómo podían individuos estériles heredar sus adaptaciones? Ahora sabemos que los himenópteros tienen un sistema reproductivo conocido como *haplodiploidía* en el que las hembras tienen un coeficiente de parentesco mayor con respecto a sus hermanas ($r = 3/4$) que con respecto a sus descendientes ($r = 1/2$); por lo tanto, los genes de estas hembras se pueden replicar más eficazmente mediante el altruismo hacia sus hermanas que mediante el altruismo hacia sus descendientes. Aunque la haplodiploidía no

[11] G. C. Williams y D. C. Williams, *supra*, n. 1.

[12] Por ejemplo, N. A. Chagnon, "Mate competition, favoring close kin, and village fissoning among the Yanomamö Indians", en N. A. Chagnon y W. Irons (eds.), *Evolutionary biology and human social behavior*, Duxbury Press, North Scituate, Massachusetts, 1979, pp. 86-132; D. Lieberman, J. Tooby y L. Cosmides, "The architecture of human kin detection", *Nature*, 445, 2007, pp. 727-731; J. B. Silk, "The evolution of cooperation in primate groups", en H. Gintis, S. Bowles, R. Boyd y E. Fehr (eds.), *Moral sentiments and material interests*, MIT Press, Cambridge, 2005, pp. 43-73.

constituye una explicación completa para entender a las especies eusociales, sí ayuda a resolver el problema de la esterilidad que tanto desconcertó a Darwin.[13]

Aunque la selección de parentesco es uno de los elementos más importantes de la teoría evolutiva moderna, muchos de sus aspectos importantes frecuentemente se malinterpretan o se pasan por alto. Primero, aunque la teoría es muy influyente, debemos entender sus limitaciones. En particular es importante señalar que el coeficiente *r* se refiere específicamente a la probabilidad de que por descendencia dos genes sean idénticos y no se puede entender como una medida abstracta de la "similitud genética" en general. La teoría de selección de parentesco no prevé, por ejemplo, que miembros de un mismo grupo étnico sean más altruistas entre sí que hacia individuos de otras etnias.[14] De hecho, la selección de parentesco sólo tiene un efecto poderoso en las relaciones genéticas más estrechas. Por ejemplo, el altruismo de parentesco frecuentemente no puede evolucionar entre primos hermanos (que usualmente se consideran parientes cercanos) porque la proporción de *B* a *C* (cuando menos de ocho a uno) es demasiado alta.

Otro aspecto importante que se pasa por alto es que genes idénticos en distintos cuerpos no pueden "percibirse" directamente entre sí. En vez de esto, el altruismo de parentesco ocurre como resultado de un aspecto invariable del entorno que permite que la conducta altruista se relacione positivamente con el parentesco genético. En especies con sistema nervioso esto comúnmente se manifiesta en algún tipo de información que se pueda procesar cognitivamente y que de manera confiable indique la probabilidad de que otro individuo sea un pariente cercano. Un mecanismo de detección de parentesco puede permitirle a un individuo reconocer parentesco con base en, por ejemplo, la familiaridad (como en las marmotas y los *guppys*) o el olfato (como en avispas y ranas de bosque).[15] En humanos, las pistas para reconocer parentesco son la asociación perinatal con la madre y la residencia prolongada en una misma casa.[16] Como señalan Lieberman y sus colegas, estos mecanismos son importantes no sólo para dirigir el altruismo de parentesco sino también para evitar el incesto. Debido a que estos mecanismos requieren de estímulos informativos muy específicos para

[13] D. S. Wilson y E. O. Wilson, "Rethinking the theoretical foundation of sociobiology", *The Quarterly Review of Biology,* 82, 2007, pp. 327-348.

[14] Para debates relacionados, véase J. P. Rushton, "Genetic similarity, mate choice, and group selection", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 255-261; J. Tooby y L. Cosmides, "Kin selection, and information-dependent strategies", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 542-544.

[15] T. J. A. Hain y B. D. Neff, "Multiple paternity and kin recognition mechanisms in a guppy population", *Molecular Biology,* 16, 2007, pp. 3938-3946; P. W. Sherman, H. K. Reeve y D.W. Pfennig, "Recognition systems", en J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology: An evolutionary approach,* Oxford University Press, Oxford, 1997, pp. 69-96.

[16] D. Lieberman *et al., supra,* n. 12; E. A. Westermarck, *The history of human marriage,* 5ª ed., Macmillan, Londres, 1891/1921.

operar efectivamente, a diferencia de detectores de parentesco con objetivos más generales, no pueden funcionar sin estos estímulos. Así, si una pareja de hermanos nunca reconoció su parentesco (por ejemplo, si crecieron en casas distintas) es menos probable que se perciban como hermanos: sentirán menos altruismo y más atracción sexual, incluso si conscientemente "saben" (es decir, tienen la información verbal) que son hermanos. Asimismo, dos personas sin relación genética que crecieron en la misma casa deberían sentir más altruismo y menos atracción sexual.

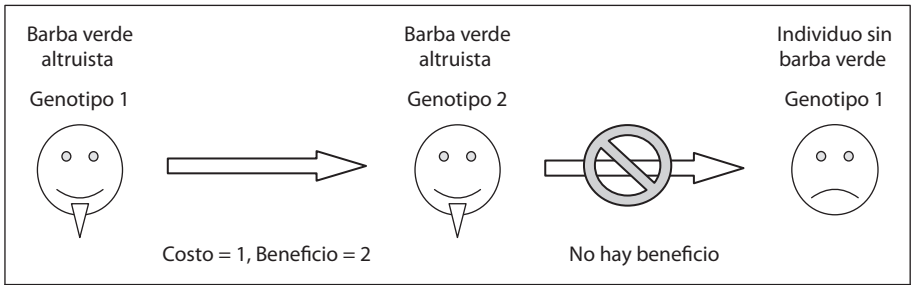
La ampliación del coeficiente de parentesco: altruismo de barba verde

El principio subyacente de la selección de parentesco es el autobeneficio genético: un gen puede promover su propia replicación al beneficiar réplicas de sí mismo localizadas en otros individuos. Cabe señalar que este principio no estipula necesariamente que los individuos tengan que ser parientes genéticos. Cualquier gen que permitió que su vehículo reconociera a otros vehículos del mismo gen (y que permitió también que estos vehículos fueran altruistas entre sí) en principio podría evolucionar sin que importara que los vehículos no fueran parientes cercanos. Aunque la regla de Hamilton inicialmente se pensó como la probabilidad de que individuos compartan genes por descendencia, la definición finalmente se amplió para incluir la probabilidad de que individuos compartan los mismos genes altruistas, incluso si no son parientes.[17]

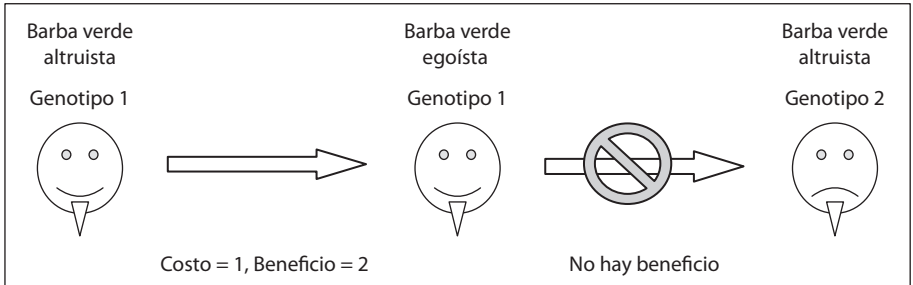
En la ausencia de parentesco, reconocer otros vehículos del mismo gen suele ser más complicado. El parentesco es una solución relativamente conveniente para este problema porque las relaciones de parentesco tienden a caracterizarse por la invariabilidad ambiental (por ejemplo, por la proximidad entre hermanos) en las que se pueden adaptar mecanismos para favorecer a parientes. Esta relación entre el parentesco genético y la estructura ambiental es una de las razones principales por las que el altruismo de parentesco es el tipo de autobeneficio genético que se observa con mayor frecuencia. Sin embargo, se puede observar favoritismo genético sin necesidad de parentesco. Este tipo de cooperación usualmente se conoce como el *altruismo de barba verde* por un colorido experimento que propuso Dawkins en su popular lectura de las teorías de Hamilton.[18] Dawkins le pide a los lectores que imaginen un gen que genera en sus vehículos una barba verde (cualquier manifestación fenotípica visible de un gen serviría como ejemplo, pero Dawkins eligió ésta) y causa que los individuos con barba verde

[17] W. D. Hamilton, "Innate social aptitudes in man: An approach from evolutionary genetics", en R. Fox (ed.), *Biological anthropology*, Malaby Press, Londres, 1975, pp. 133-155.

[18] R. Dawkins, *supra,* n. 10.



Dos actores son del genotipo de barba verde altruista (AGG) y por ello tienen tanto la barba verde como la inclinación altruista hacia otros individuos de barba verde. El otro actor es del genotipo de ausencia de barba verde (NGG) y por tanto no tiene una barba verde. AGG1 paga un costo c = 1 para beneficiar b = 2 a AGG2. AGG2 no muestra una conducta altruista hacia NGG1. La ganancia neta de AGG es igual a b – c = 1, mientras que NGG no incurre en costos pero tampoco obtiene beneficios. El altruismo dentro del fenotipo ofrece un beneficio para AGG que NGG no tiene.



Así como en la situación anterior, hay dos actores del AGG. Sin embargo, el otro actor es del genotipo de barba verde egoísta (SGG) y por tanto tiene la barba verde pero no tiene una inclinación altruista hacia los otros individuos de barba verde. AGG1 paga un costo c = 1 para beneficiar b = 2 a SGG1. SGG1 no muestra una conducta altruista hacia AGG2. El SGG recibe b = 2 sin pagar un costo, mientras que AGG paga un costo c = 1 sin recibir un beneficio. El individuo egoísta de barba verde tiene una ventaja sobre el individuo altruista de barba verde.

Figura III.1. *Los altruistas de barba verde tienen una ventaja sobre los individuos sin barba, pero los egoístas de barba verde tienen una ventaja sobre los altruistas de barba verde.*

sean altruistas con otros individuos de barba verde. Debido a que sería fácil reconocer a otros vehículos del gen (y por tanto sería fácil dirigir el altruismo hacia ellos) el altruismo entre individuos de barba verde podría evolucionar.

Sin embargo, aunque el altruismo de barba verde parece posible en teoría, la realidad es que es un tipo poco común de altruismo de parentesco. Una razón posible (además de las que se mencionaron antes, como que el parentesco genético frecuentemente tiene una relación con la estructura ambiental) es que ge-

neralmente es más fácil falsificar una manifestación fenotípica visible que una relación genética de parentesco. (No obstante, incluso el parentesco se puede falsificar como en el caso de la familia de aves Cuculidae que se hacen pasar por parientes de sus huéspedes.) En un sistema de altruismo de barba verde, los más beneficiados serán los que falsifiquen una barba verde sin tener que cooperar con otros individuos de barba verde. Una mutación que le permita a sus vehículos tener una barba verde y además tener un nivel reducido de altruismo hacia los otros vehículos dominaría finalmente la población; estos individuos egoístas tendrían todos los beneficios del sistema con costos reducidos y podrían causar la extinción de los individuos altruistas (la figura III.1 ilustra que así como los individuos altruistas de barba verde tienen una ventaja sobre individuos que no la tienen, los individuos egoístas de barba verde tienen una ventaja sobre los individuos altruistas de barba verde). A pesar de que los sistemas de individuos de barba verde frecuentemente son vulnerables a la defraudación, este sistema se ha observado en especies como las hormigas de fuego *(Solenopsis)*,[19] el moho mucilaginoso,[20] un género de lagartos *(Uta)*[21] y en la levadura,[22] así como en interacciones humanas madre-feto.[23]

Una ampliación mayor del coeficiente de parentesco

El autobeneficio genético propicia que la cooperación evolucione porque le permite a los genes provocar conductas cooperativas que ayuden a las copias de sí mismos en otros individuos. Sin embargo, estos genes no interactúan directamente, sino sólo por medio de la conducta que codifican. Así, el autobeneficio genético sólo es posible gracias a que los genotipos cooperativos codifican fenotipos cooperativos y finalmente la conducta cooperativa de los individuos es lo que constituye un beneficio para la aptitud de otros individuos cooperativos. Entonces, para que la cooperación evolucione no es necesario que los individuos que interactúan tengan el mismo genotipo cooperativo. Los genotipos cooperativos pueden proliferar al interactuar preferencialmente con fenotipos cooperati-

[19] L. Keller y K. G. Ross, "Selfish genes: A green beard in the red fire ant", *Nature,* 394, 1998, pp. 573-575.

[20] D. C. Queller, E. Ponte, S. Bozzaro y J. E. Strassmann, "Single-gene greenbeard effects in the social amoeba *Dictyostelium discodeum*", *Science,* 299, 2003, pp. 105-106.

[21] B. Sinervo, A. Chaine, J. Clobert *et al.,* "Self-recognition, color signals, and cycles of greenbeard mutualism and altruism", *Proceedings of the National Academy of Science of the USA,* 103, 2006, pp. 7372-7377.

[22] S. Smukalla, M. Caldara, N. Pochet *et al.,* "FLO1 is a variable green beard gene that drives biofilm-like cooperation in budding yeast", *Cell,* 135, 2008, pp. 726-737.

[23] K. Summers y B. Crespi, "Cadherins in maternal-foetal interactions: Red queen with a green beard?", *Proceedings of the Royal Society B,* 272, 2005, pp. 6443-6449.

vos y el coeficiente de parentesco se puede ampliar aún más para representar la probabilidad de que un beneficiario de altruismo tenga un fenotipo cooperativo.[24] En otras palabras, la regla general de la cooperación adaptativa es que los individuos deben "cooperar con otros cooperadores", sin importar si comparten exactamente los mismos genes de cooperación. Si se sigue esta regla entonces la cooperación tiene el potencial de evolucionar entre individuos sin parentesco, incluso entre miembros de distintas especies. En la siguiente sección revisaremos el ejemplo más conocido de cómo la cooperación puede evolucionar entre fenotipos cooperativos sin importar el genotipo: el altruismo recíproco.

Cooperación que genera beneficios para el individuo altruista (altruismo recíproco, reciprocidad indirecta y señal costosa)

Altruismo recíproco

Poco después de que Hamilton presentó la evolución de la cooperación por medio del autobeneficio, un estudiante de posgrado en biología llamado Robert Trivers pensó en otras formas en que la cooperación pudo haber evolucionado y desarrolló la teoría del altruismo recíproco.[25] El principio básico de éste es que la cooperación evoluciona si los individuos se benefician mutuamente por medio del intercambio de actos altruistas costosos. Si para alguien es más fácil darme un beneficio de lo que me sería dármelo a mí mismo y yo puedo beneficiar a esa persona con mayor facilidad de lo que esa persona se puede beneficiar a sí misma, entonces intercambiar ayuda representará un beneficio para ambos. Siempre y cuando podamos confiar en que el otro será recíproco, el beneficio producido por el intercambio puede compensar el costo de la acción altruista inicial; así, la cooperación es benéfica para la aptitud biológica a nivel individual. Sin embargo, la expectativa de reciprocidad futura debe ser sólida. Si yo pago un costo para beneficiarte pero tú me defraudas en lugar de beneficiarme, entonces mi aptitud biológica disminuirá. De esta forma, si tengo alguna razón para creer que en el futuro no serás recíproco y que intentarás engañarme, entonces no cooperaré contigo en el presente. Es bien sabido que la teoría de Rivers se sustentó sobre las simulaciones computacionales de Axelrod y Hamilton, quienes demostraron la adaptabilidad de una simple estrategia de "toma y daca" *(tit-for-tat)* en la

[24] J. A. Fletcher y M. Doebeli, "How altruism evolves: Assortment and synergy", *Journal of Evolutionary Biology,* 19, 2006, pp. 1389-1393; D. C. Queller, "Kinship, reciprocity, and synergism in the evolution of social behavior", *Nature,* 318, 1985, pp. 366-367.

[25] Véase R. L. Trivers, *supra,* n. 9.

que al principio se coopera, y luego si alguno de los cooperadores defrauda al otro, el primer cooperador deja de cooperar.[26] Aunque en modelos formales tempranos como éste se demostró la plausibilidad del altruismo recíproco, hay nuevos modelos que siguen examinando el altruismo recíproco desde nuevos ángulos.[27]

Las interacciones en las que se observa el altruismo recíproco tienen la estructura del dilema del prisionero. En el dilema del prisionero con dos jugadores, cada jugador genera una ganancia mayor con la cooperación mutua que con la defraudación mutua, pero la ganancia mayor se genera al defraudar a un compañero que cooperó. Cabe señalar que el altruismo recíproco no se debería confundir con el mutualismo (a veces conocido como *mutualismo de subproducto*)[28] que ocurre cuando un organismo genera un beneficio a otro sin costo, como producto secundario de cumplir con sus propios objetivos. En el mutualismo no hay costos, por lo que la defraudación no ofrece ninguna ventaja. Por ejemplo, los colibríes son un importante polinizador para las plantas con flores, pero esta acción no les genera ningún costo; este servicio es un subproducto del esfuerzo de los colibríes por consumir el néctar de las plantas. Debido a que el servicio de los colibríes no tiene costo, defraudar a la planta no constituiría una ventaja para su aptitud. La planta sí paga algunos costos porque tiene que producir más flores para atraer y alimentar a los colibríes, pero estos costos son sólo una cuota que la planta debe pagar para asegurarse de que los colibríes polinizarán. Este tipo de relación benéfica se observa frecuentemente en la naturaleza, tanto dentro de las especies como entre ellas. Por ejemplo, para mantenerse calientes, los cachorros se acurrucan para usar el calor corporal sobrante de los otros; o cuando los camarones se comen los parásitos de los peces tienen un beneficio al alimentarse y los peces se libran de estos parásitos; asimismo, la flora intestinal que vive en el tracto digestivo humano consigue un lugar para vivir y los humanos adquirimos un huésped con servicios benéficos.[29]

A diferencia del mutualismo, las relaciones de reciprocidad altruista son menos estables porque en este contexto la defraudación sí genera una ganancia. El altruismo recíproco también necesita de cierta capacidad cognitiva porque requiere que los participantes recuerden interacciones pasadas con compañeros recíprocos potenciales y que detecten y eviten a los traidores. Por estas razones, el altruismo aparece relativamente menos entre especies en comparación con el

[26] R. Axelrod y W. D. Hamilton, "The evolution of cooperation", *Science,* 211, 1981, pp. 1390-1396.

[27] Véase L. A. Imhof y M. A. Nowak, "Stochastic evolutionary dynamics of direct reciprocity", *Proceedings of the Royal Society B,* en producción; D. G. Rand, H. Ohtsuki y M. A. Nowak, "Direct reciprocity with costly punishment: Generous tit-for-tat prevails", *Journal of Theoretical Biology,* 256, 2009, pp. 45-57.

[28] J. L. Brown, "Cooperation: A biologist's dilemma", *Advances in the Study of Behavior,* 13, 1983, pp. 1-37.

[29] F. Guarner y J. R. Malagelada, "Gut flora in health and disease", *Lancet,* 361, 2003, pp. 512-519.

mutualismo. Sin embargo, algunos investigadores han observado altruismo recíproco entre, por ejemplo, los peces lábridos y sus huéspedes,[30] en peces espinosos *(Gasterosteidae)* que inspeccionan a sus depredadores,[31] en murciélagos hematófagos que comparten sangre[32] y en la alianza, el acicalado y el intercambio de parejas en varias especies de primates.[33]

Sin embargo, identificar el altruismo recíproco en especies no humanas usualmente es una tarea difícil y polémica, en parte porque no siempre es fácil distinguir el mutualismo del altruismo recíproco. Como resultado, las interacciones que algunos investigadores identifican como altruismo recíproco son consideradas mutualismo por otros. Por ejemplo, Krams considera que el acoso grupal *(mobbing)* que las aves papamoscas usan para ahuyentar a sus depredadores es altruismo recíproco;[34] sin embargo, Russell y Wright piensan que es mutualismo.[35] Además los investigadores no están seguros si la inspección que los peces hacen a los depredadores es mutualismo o altruismo recíproco.[36] Otro problema que surge al tratar de identificar el altruismo recíproco es que frecuentemente es difícil juzgar si un acto altruista de A para B debería pensarse como un resultado recíproco de un acto altruista previo de B para A.[37] Aunque hay una fuerte plausibilidad teórica que comprueba el altruismo recíproco, los biólogos han identificado pocos ejemplos en la naturaleza que no sean polémicos. Sin embargo, esta escasez de evidencia no disminuye la importancia de la reciprocidad en la vida social humana. Las interacciones sociales humanas están saturadas con la lógica de la reciprocidad y los humanos generalmente se consideran el mejor y más claro ejemplo de una especie verdaderamente recíproca.[38] La teoría del altruismo recíproco ha sido la base de una de las investigaciones más importantes

[30] R. Bshary y A. S. Grutter, "Asymmetric cheating opportunities and partner control in a cleaner fish mutualism", *Animal Behavior,* 63, 2002, pp. 547-555; R. Bshary y D. Schäffer, "Choosy reef fish select cleaner fish that provide high-quality service", *Animal Behavior,* 63, 2002, pp. 557-564.

[31] M. Milinski, "Tit for tat and the evolution of cooperation in sticklebacks", *Nature,* 325, 1987, pp. 433-435; M. Milinski, "No alternative to tit-for-tat cooperation in sticklebacks", *Animal Behavior,* 39, 1990, pp. 989-991.

[32] G. S. Wilkinson, "Reciprocal food sharing in the vampire bat", *Nature,* 308, 1984, pp. 181-184; G. S. Wilkinson, "Reciprocal altruism in bats and other mammals", *Ethology and Sociobiology,* 9, 1988, pp. 85-100.

[33] Para una descripción de la evidencia de la reciprocidad en primates, véase J. B. Silk, *supra,* n. 12.

[34] I. Krams, T. Krama, K. Iguane y R. Mänd, "Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 62, 2008, pp. 599-605.

[35] A. F. Russell y J. Wright, "Avian mobbing: Byproduct mutualism not reciprocal altruism", *Trends in Ecology and Evolution,* 24, 2008, pp. 3-4.

[36] R. C. Connor, "Partner preferences in by-product mutualisms and the case of predator inspection in fish", *Animal Behavior,* 51, 1996, pp. 451-455; L. A. Dugatkin, "Tit for tat: By-product mutualism and predator inspection: A reply to Connor", *Animal Behavior,* 51, 1996, pp. 455-457.

[37] J. B. Silk, *supra,* n. 12.

[38] D. E. Brown, *Human universals,* McGraw Hill, Nueva York, 1991; A. W. Gouldner, "The norm of

de la psicología evolucionista: la de la detección de defraudación en la tarea de selección de Wason;[39] esta investigación sugiere que la mente humana tiene un mecanismo que sirve exclusivamente para detectar violadores de contratos sociales de reciprocidad.

El altruismo recíproco no siempre es distinto al autobeneficio genético

Cabe señalar que no hay necesariamente una razón por la que el altruismo recíproco deba conllevar autobeneficio genético. Lo único que requiere el altruismo son fenotipos recíprocos e incluso puede tener compañeros de distintas especies. Incluso si los interactuantes son de la misma especie, el altruismo recíproco no conlleva necesariamente autobeneficio genético. Por ejemplo, hay hallazgos que sugieren que las chimpancés hembras copulan con los machos para que éstos les den carne;[40] sin embargo, los genes que les permiten a los machos intercambiar su comida no son necesariamente los mismos que les permiten a las hembras copular por comida. Por otro lado, aunque el altruismo recíproco no depende necesariamente del autobeneficio genético, podría potencialmente estar involucrado. Si varios miembros de la misma especie hacen un intercambio del mismo tipo de recurso (por ejemplo, si se acicalan entre sí), o hay un tipo generalizado de intercambio en el que se puede intercambiar cualquier tipo de recurso (como en humanos), entonces es razonable esperar que las mismas adaptaciones y, por tanto, los mismos genes sean los que permiten este tipo de cooperación entre los interactuantes.[41] Si los genes que codifican la conducta cooperativa fueran los mismos en ambos interactuantes entonces sería al mismo tiempo altruismo recíproco y autobeneficio genético; si los genes fueran distintos entonces sólo sería

reciprocity: A preliminary statement", *American Sociological Review,* 25, 1960, pp. 161-172; R. L. Trivers, *supra,* n. 9.

[39] L. Cosmides y J. Tooby, "Cognitive adaptations for social exchange", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby, *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture,* Oxford University Press, Oxford, 1992, pp. 163-228; L. Cosmides y J. Tooby, "Neurocognitive adaptations designed for social exchange", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Hoboken, Nueva Jersey, 2005, pp. 584-627.

[40] B. M. F. Galdikas y G. Teleki, "Variations in subsistence activities of male and female pongids: New perspectives on the origins of human labor divisions", *Current Anthropology,* 22, 1981, pp. 241-256; C. B. Stanford, J. Wallis, E. Mpongo y J. Goodall, "Hunting decisions in wild chimpanzees", *Behaviour,* 131, 1994, pp. 1-18; G. Teleki, *The predatory behavior of wild chimpanzees,* Bucknell University Press, Lewisburg, Pensilvania, 1973; C. E. G. Tultin, "Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees *(Pan troglodytes schweinfurthii)*", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 6, 1979, pp. 29-38.

[41] M. E. Price, "Monitoring, reputation and 'greenbeard' reciprocity in a Shuar work team", *Journal of Organizational Behavior,* 27, 2006, pp. 201-219.

altruismo recíproco. Este ejemplo muestra cómo el altruismo recíproco y el autobeneficio genético frecuentemente no son tan distintos, como usualmente se piensa, y cómo pueden mezclarse.[42]

Reciprocidad indirecta

En el altruismo recíproco se asume que el individuo A aprenderá la historia de cooperación y defraudación del individuo B a partir de las interacciones que tenga con él. En la reciprocidad indirecta se asume que A podría aprender esta historia con base en información sobre las interacciones de B con otros individuos.[43] A podría conseguir esta información, por ejemplo, al observar las interacciones de B con otros o por la reputación de B. Si A toma la decisión de cooperar con B con base en la experiencia de otros —por ejemplo, si A elige actuar cooperativamente con B porque A piensa que B actuó cooperativamente con C— entonces esto es un ejemplo de reciprocidad indirecta. Ésta es similar al altruismo recíproco de varias formas: primero, como en el altruismo recíproco, los modelos verbales de reciprocidad indirecta están sustentados sobre modelos más formales;[44] segundo, aunque en los humanos se ha documentado la reciprocidad indirecta, su importancia no es tan clara en otras especies;[45] finalmente, la reciprocidad indirecta puede o no constituir un autobeneficio. Para evolucionar, la reciprocidad indirecta debe cuando menos permitir que los interactuantes con fenotipos cooperativos tengan una oportunidad de interactuar entre ellos que

[42] N. Humphrey, "Varieties of altruism and the common ground between them", *Social Research,* 64, pp. 199-209; S. I. Rothstein, "Reciprocal altruism and kin selection are not clearly separable phenomena", *Journal of Theoretical Biology,* 87, 1980, pp. 255-261.

[43] R. D. Alexander, *Darwinism and human affairs,* University of Washington Press, Seattle, 1979; R. D. Alexander, *The Biology of moral systems,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1987.

[44] O. Leimar y P. Hammerstein, "Evolution of cooperation through indirect reciprocity", *Proceedings of the Royal Society B,* 628, 2001, pp. 2495-2501; M. A. Nowak y K. Sigmund, "The dynamics of indirect reciprocity", *Journal of Theoretical Biology,* 194, 1998, pp. 561-574; M. A. Nowak y K. Sigmund, "Evolution of indirect reciprocity", *Nature,* 437, 2005, pp. 1291-1298; H. Ohtsuki, Y. Iwasa y M. A. Nowak, "Indirect reciprocity provides only a narrow margin for efficiency for costly punishment", *Nature,* 457, 2009, pp. 79-82; K. Panchanathan y R. Boyd, "Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem", *Nature,* 432, 2004, pp. 499-502.

[45] B. Rockenbach y M. Milinski, "The efficient interaction of indirect reciprocity and costly punishment", *Nature,* 444, 2006, pp. 718-723; D. Semmann, H. J. Krambeck y M. Milinski, "Strategic investment in reputation", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 56, 2004, pp. 248-252; D. Semmann, H. J. Krambeck y M. Milinski, "Reputation is valuable within and outside one's own social group", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 57, 2005, pp. 611-616; B. Simpson y R. Willer, "Altruism and indirect reciprocity: The interaction of person and situation in prosocial behavior", *Social Psychology Quarterly,* 71, 2008, pp. 37-52; L. Stanca, "Measuring indirect reciprocity: Whose back do we scratch?", *Journal of Economic Psychology,* 30, 2009, pp. 190-202; C. Wedekind y M. Milinski, "Cooperation through image scoring in humans", *Science,* 288, 2000, pp. 850-852.

sea mayor al azar. Si estos fenotipos están codificados por los mismos genotipos, entonces la reciprocidad indirecta también conlleva autobeneficio genético; si no es así, sólo es reciprocidad indirecta.

Señal costosa

El marco teórico de las señales costosas se desarrolló en la biología, primero por teóricos como Zahavi y Grafen. Recientemente se ha usado para explicar la cooperación humana.[46] La idea básica de la teoría de las señales costosas es que un rasgo costoso, como la conducta altruista, acarrea beneficios para la reputación de un individuo y lo hace más atractivo para otros como compañero social. El beneficio propuesto por la teoría de las señales costosas, entonces, resulta del incremento de las oportunidades sociales que uno puede adquirir al cooperar de forma conspicua o visible.

¿Qué tipos de cualidades son las que uno demostraría mediante actos cooperativos? Una respuesta obvia sería la disposición a cooperar: ¿qué mejor forma de anunciar la capacidad de cooperar y crear una buena reputación entre otros cooperadores que anunciar las hazañas cooperativas?[47] Sin embargo, también es posible que un acto cooperativo se pudiera usar para anunciar cualidades que sólo se relacionan incidentalmente con la disposición a cooperar. Smith y Bird, por ejemplo, sugieren que entre los meriam de Australia, los hombres hacen un gran esfuerzo por cazar tortugas y comparten la carne de tal forma que muestran cualidades como su habilidad para cazar, su salud y vigor.[48] Acaso estas cualidades los hagan más atractivos para aliados y parejas, pero este atrac-

[46] A. Zahavi, "Mate selection: A selection for a handicap", *Journal of Theoretical Biology,* 53, 1975, pp. 205-214; A. Zahavi, "The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle)", *Journal of Theoretical Biology,* 67, 1977, pp. 603-605; A. Grafen, "Biological signals as handicaps", *Journal of Theoretical Biology,* 144, 1990, pp. 517-546; R. J. B. Bird, E. A. Smith y D. W. Bird, "The hunting handicap: Costly signaling in human foraging strategies", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 2001, 50, pp. 9-19; H. Gintis, E. A. Smith y S. Bowles, "Cooperation and costly signaling", *Journal of Theoretical Biology,* 213, 2001, pp. 103-119; M. D. Gurven, W. Allen-Arave, K. Hill y A. M. Hurtado, "It's a wonderful life: Signaling generosity among the Aché of Paraguay", *Evolution and Human Behavior,* 21, 2000, pp. 263-282; C. Hardy y M. van Vugt, "Nice guys finish first: The competitive altruism hypotesis", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 32, 2006, pp. 1402-1413; W. Iredale, M. van Vugt y R. Dunbar, "Showing off in humans: Male generosity as a mating signal", *Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 386-392; R. M. A. Nelissen, "The price you pay: Cost-dependent reputation effects of altruistic punishment", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 242-248; E. A. Smith y R. L. B. Bird, "Turtle hunting and tombstone opening: Public generosity as costly signaling", *Evolution of Human Behavior,* 21, 2000, pp. 245-261.

[47] M. D. Gurven *et al., supra,* n. 46; C. Hardy y M. van Vugt, *supra,* n. 46; R. M. A. Nelissen, *supra,* n. 46.

[48] E. A. Smith y R. L. B. Bird, *supra,* n. 46.

tivo no es el resultado de que se perciban particularmente como buenos cooperadores.

Así que una versión de la teoría de las señales costosas propone que los cooperadores anuncian su disposición para cooperar (a la cual llamaremos teoría de la *autoseñal*) mientras que otra versión sugiere que anuncian cualidades que sólo incidentalmente están relacionadas con la cooperación (a lo cual llamaremos teoría de *otra señal*). Aunque ambas versiones aparecen en investigaciones sobre el altruismo y las señales costosas en humanos, la teoría de otra señal aparece con más frecuencia en investigaciones sobre conductas no humanas. La teoría de otra señal frecuentemente se usa para explicar por qué las aves comparten comida. Se ha sugerido que los machos comparten con las hembras para anunciar su calidad como pareja, y con otros machos para mostrar su dominio, pero pocas veces se ha sugerido que compartir la comida sirva para señalar que un individuo está dispuesto a cooperar.[49]

La distinción entre las versiones de autoseñal y otra señal es importante en tanto que afecta la relación de la teoría de señal costosa con las otras teorías de cooperación que hasta ahora hemos mencionado. La teoría de autoseñal es en realidad difícil de distinguir de las teorías de altruismo recíproco y de reciprocidad indirecta (como hemos visto, ambas pueden conllevar los efectos de la teoría de barba verde), porque se piensa que el señalador coopera para atraer parejas cooperativas y así crear relaciones cooperativas. A diferencia de esta teoría, la de otra señal es cualitativamente diferente de cualquier otra de las teorías que hemos mencionado. Por ejemplo, si compartir carne atrae parejas porque señala la habilidad para cazar, la salud y el vigor, entonces el altruismo recíproco y la reciprocidad indirecta no deberían ser tan importantes (porque el valor del señalador como una pareja recíproca no es lo que se está evaluando) y el autobeneficio genético también debería ser irrelevante (porque los genes responsables de que el señalador comparta comida deberían ser distintos a los responsables de que las hembras se sientan atraídas por él).

Si la teoría de autoseñal es correcta, entonces podría (irónicamente) ser innecesaria porque parece ser redundante al tomar en cuenta las dos teorías de reciprocidad. Sin embargo, la teoría de otra señal a veces se cita como una alternativa para las teorías de reciprocidad y podría describir algunas de las formas en las que funciona la cooperación que las teorías de reciprocidad pasan por alto.[50]

[49] F. Helfenstein, R. H. Wagner, E. Danchin y J. M. Rossi, "Functions of courtship feeding in black-legged kittiwakes: Natural and sexual selection", *Animal Behavior,* 65, 2003, pp. 1027-1033; D. A. Wiggins y R. D. Morris, "Criteria for female choice of mates: Courtship feeding and parental care in the common term", *American Naturalist,* 128, 1986, pp. 126-129; A. Kalishov, A. Zahavi y A. Zahavi, "Allofeeding in Arabian babblers *(Turdoides squamiceps)*", *Journal of Ornithology,* 146, 2005, pp. 141-150.

[50] R. J. B. Bird *et al., supra,* n. 46; H. Gintis *et al., , supra,* n. 46; E. A. Smith y R. L. B. Bird, *supra,* n. 46.

Price examinó las teorías de reciprocidad y la de otra señal para determinar qué teoría sería mejor para predecir la conducta en una sociedad a pequeña escala.[51] Price encontró mayor sustento para las teorías de reciprocidad; sin embargo, aún se necesitan más investigaciones.

Resumen de las teorías de cooperación a nivel individual

El cuadro III.2 resume las seis teorías de cooperación a nivel individual que mencionamos anteriormente y señala cuáles funcionan con base en el autobeneficio genético o en el retorno del beneficio (el beneficio que se genera como respuesta a un acto altruista). En un extremo del espectro podemos encontrar al altruismo de parentesco y al de barba verde, dos tipos de autobeneficio genético que pueden evolucionar sin retorno de beneficio para los individuos cooperativos; el único beneficiario indispensable es el gen de cooperación compartida. (Sin embargo, aunque el autofavoritismo genético no necesita el retorno de beneficio, frecuentemente estarán mezclados pues habrá una correlación positiva entre recibir ayuda de un individuo con el que uno comparte genes cooperativos y ayu-

Cuadro III.2. *Comparación de las teorías evolutivas de cooperación a nivel individual*

	¿Necesita autobeneficio genético?	*¿Puede involucrar al autobeneficio genético?*	*¿Necesita retorno del beneficio para el cooperador?*	*¿Puede involucrar al retorno del beneficio para el cooperador?*
Altruismo de parentesco	Sí	—	No	Sí
Altruismo de barba verde	Sí	—	No	Sí
Altruismo recíproco	No	Sí	Sí	—
Reciprocidad indirecta	No	Sí	Sí	—
Señal costosa (autoseñal)	No	Sí	Sí	—
Señal costosa (otra señal)	No	No	Sí	—

[51] M. E. Price, "Pro-community altruism and social status in Schuar village", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 191-208.

dar a ese individuo. Por ejemplo, si A y B son hermanos, entonces A querrá ayudar a B y viceversa.)

A la mitad del espectro tenemos las teorías de reciprocidad: altruismo recíproco y reciprocidad indirecta, y la versión de autoseñal de la teoría de las señales costosas (como ya mencionamos, esta última teoría resulta redundante al mencionar las teorías de reciprocidad). Las teorías de reciprocidad sí requieren retorno del beneficio, pero no un autobeneficio genético, y pueden explicar la cooperación entre miembros de distintas especies. Sin embargo, la reciprocidad puede potencialmente incluir al autobeneficio genético y sería posible que así pasara si vehículos del mismo gen (o genes) tuvieran medios para interactuar preferentemente entre sí. En el otro extremo del espectro tenemos la versión de otra señal de la teoría de señal costosa en la que la conducta cooperativa señala una cualidad atractiva que sólo incidentalmente está relacionada con la cooperación. La teoría de otra señal requiere algún tipo de retorno del beneficio para el señalador (frecuentemente son aliados o parejas) pero no autobeneficio genético.

Selección a nivel grupal

Hasta ahora nos hemos enfocado en las teorías de cooperación a nivel individual; es decir, las teorías que se enfocan en el cooperador individual como vehículo para la replicación de genes. Sin embargo, como mencionamos anteriormente, en muchas especies los grupos sociales también se pueden pensar como importantes vehículos de selección. Cuando los individuos se agrupan y la selección opera entre grupos (es decir, si los miembros de algunos grupos tienen una aptitud biológica promedio mayor a la de los miembros de otros grupos), entonces la búsqueda de adaptaciones cooperativas se hace más complicada. Por ejemplo, una adaptación en un nivel puede entrar en conflicto con el funcionamiento de una adaptación en otro nivel cuando es buena para el grupo pero mala para el individuo o viceversa.

El problema de cómo la evolución favoreció rasgos benéficos para todo un grupo se conoce como *selección a nivel grupal.* (El término selección a nivel grupal ha tenido varios significados de acuerdo con el investigador que lo use, y el problema se ha complicado por la confusión semántica, como aclararemos más adelante.) En el contexto de la biología de la conducta se ha trabajado la idea de que la selección a nivel grupal fue relevante para la evolución del altruismo. Durante la mayor parte del siglo xx era normal que los biólogos usaran lo que hoy se conoce como *seleccionismo ingenuo de grupos*.[52] Dentro de esta teoría, aparentemente

[52] D. S. Wilson y E. O. Wilson, *supra,* n. 13.

la conducta altruista individual se explica en términos de los beneficios que representa para el grupo sin considerar adecuadamente cómo la selección natural pudo haber seleccionado la conducta a nivel individual. El ejemplo clásico de seleccionismo ingenuo de grupos es Wynne Edwards; él propuso que los animales no se reproducen en exceso, a nivel individual, para evitar la sobreexplotación de sus recursos a nivel poblacional.[53]

Hubo una publicación muy importante que marcó el fin de la era del seleccionismo ingenuo de grupos: la crítica al pensamiento evolutivo de George Williams en *Adaptation and natural selection*.[54] Williams pensaba que en circunstancias normales la selección a nivel individual sería mucho más intensa que a nivel grupal por lo que estaba de acuerdo con la perspectiva darwinista usual que supone que las adaptaciones evolucionan para beneficiar la aptitud de los individuos y no para garantizar el éxito de grupos o especies. En la mayoría de las especies (en muchos casos) la replicación de genes dependerá de la aptitud del individuo que los carga; no de la aptitud promedio del grupo que los carga. Por lo tanto, cuando hay un conflicto entre la aptitud a nivel individual y a nivel grupal, el primero prevalecerá. Williams señaló que una explicación a nivel individual de la evolución del altruismo es suficiente; dijo que no se debería intentar explicar el altruismo a nivel grupal: "Al reconocerse, la adaptación no se debería atribuir a un nivel más alto de organización de lo que requiere la evidencia".[55] Después del legado de Williams el término selección a nivel grupal adquirió una carga peyorativa para gran parte de los biólogos. Un defensor de la selección a nivel grupal era alguien que consideraba que en un conflicto entre la aptitud individual y la grupal, la grupal prevalecería. La mayoría de los biólogos dudaban que este tipo de selección a nivel grupal tuviera valor y la adaptación a nivel individual se convirtió en el centro de los estudios de la biología de la conducta y de la psicología evolucionista.

Sin embargo, a pesar de todo el escepticismo, la selección a nivel grupal ha sido estudiada por muchos teóricos importantes. Incluso Darwin, quien usualmente se enfoca en la aptitud a nivel individual, habla de algunas ideas parecidas a la selección a nivel grupal en *Descent of man*.[56] (Pero también toma en cuenta los problemas que suponen estas ideas. Véase recuadro III.1 para una discusión sobre el punto de vista de Darwin de la selección a nivel grupal.) Aunque la crítica de Williams logró disuadir a los teóricos del seleccionismo ingenuo de gru-

[53] V. C. Wynne-Edwards, *Animal dispersion in relation to social behavior,* Oliver & Boyd, Edimburgo, 1962.

[54] G. C. Williams, *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought,* Princeton University Press, Princeton, 1966.

[55] *Ibid*., p. v.

[56] C. Darwin, *The descent of man,* Princeton University Press, Princeton, 1871/1981. [C. Darwin, *El origen del hombre,* trad. A. L. W., Editores Mexicanos Unidos, México, 1983, p. 128.]

RECUADRO III.1. LAS IDEAS DE DARWIN SOBRE LA SELECCIÓN A NIVEL GRUPAL EN *DESCENT OF MAN*

Cuando los defensores de la selección a nivel grupal o la selección multinivel[a] quieren demostrar que Darwin parecía estar abierto a estas ideas, frecuentemente citan el siguiente pasaje del quinto capítulo de *Descent of man and selection in relation to sex:*

> No cabe duda alguna de que una tribu que comprenda muchos miembros llenos de un gran espíritu de patriotismo, fidelidad, obediencia, valor y simpatía, prestos a auxiliarse mutuamente y a sacrificarse al bien común, triunfará sobre la gran mayoría de las demás, realizándose la selección natural.[b]

A partir de este pasaje parece posible pensar que Darwin aceptaba una idea de selección a nivel grupal. Sin embargo, una lectura más amplia de las especulaciones de Darwin a lo largo del capítulo muestra que no usaba simplemente el seleccionismo ingenuo de grupos sino que estaba consciente de los problemas que la selección a nivel grupal causaría a la selección a nivel individual.[c] Por ejemplo, consideremos la siguiente reflexión en un pasaje anterior del mismo capítulo:

> Pero se preguntará: ¿cómo ha habido, en un principio, tantos individuos en los límites de una misma tribu dotados de estas cualidades sociales y morales? ¿De qué modo se ha elevado el nivel de perfección? Es muy dudoso que los descendientes de padres más bondadosos o más fieles a sus compañeros hayan sido producidos en mayor número que los de individuos egoístas y pérfidos de la tribu. El individuo que prefiere sacrificar su vida antes que hacer traición a los suyos, no deja tal vez hijos para heredar su noble naturaleza. Los hombres más valientes, que luchan siempre en la vanguardia y exponen su vida por sus semejantes, es más probable que sucumban por lo regular en mayor número que los demás. Apenas parece posible, por lo tanto (admitiendo que sólo nos ocupamos de una tribu victoriosa sobre otra), que el número de hombres dotados de estas virtudes o el grado de perfección hayan podido aumentar por selección natural, o sea, por sobrevivir el más apto.[d]

Estos pasajes muestran que, en el caso de la moralidad humana, Darwin percibía un conflicto entre los niveles individual y grupal de selección: mientras que las adaptaciones para la conducta moral tendrían una ventaja para todos en el grupo, no constituirían una ventaja para los individuos. Darwin parece desconcertado por este problema y se da cuenta de que una solución exhaustiva está fuera del alcance de su trabajo. Sin embargo, Darwin sugiere cómo se puede iniciar a resolver el problema al proponer algunos mecanismos psicológicos por los que la moralidad puede satisfacer intereses individuales. Es interesante que estos mecanismos nos recuerden dos tipos de conductas individuales adaptativas y cooperativas: el altruismo recíproco y la reciprocidad indirecta, que antes habíamos mencionado:

> Aunque las circunstancias que determinan un aumento en el número de hombres bien dotados en una misma tribu sean demasiado complejas para ser seguidas claramente, podemos recordar algunas de las etapas probablemente recorridas. En primer lugar, mejorándose el raciocinio y la previsión de los miembros, cada uno aprende pronto, por experiencia, que, si ayuda a sus semejantes, éstos lo ayudarán a su vez […] Hay todavía otro y más poderoso estímulo para el desarrollo de las virtudes sociales: la aprobación y la censura de nuestros semejantes.[e]

Mediante estas alusiones al altruismo recíproco ("recibiría ayuda posteriormente") y a la reciprocidad indirecta (los efectos de la reputación asociados con la "estima" y el "rechazo"), Darwin anticipa los tipos de soluciones a nivel individual que aún hoy se discuten y exploran para resolver el problema de la cooperación.

[a] Véase E. Sober y D. S. Wilson, *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior,* Harvard University Press, Cambridge, 1998; D. S. Wilson, *Darwin's cathedral,* University of Chicago Press, Chicago, 2002.

[b] C. Darwin, *The descent of man,* Princeton University Press, Princeton, 1871/1981, p. 166 [p. 128].

[c] D. S. Wilson, "Toward a genuine pluralism in the study of social behaviour", *Journal of Evolutionary Biology,* 21, 2007, pp. 368-373; D. S. Wilson y E. O. Wilson, "Rethinking the theoretical foundation of sociobiology", *The Quarterly Review of Biology,* 82, 2007, pp. 327-348.

[d] C. Darwin, *supra,* n. b, p. 163 [p. 125].

[e] C. Darwin, *supra,* n. b, pp. 163-164 [p. 125].

pos, también logró que la selección a nivel grupal se pensara de forma más rigurosa. Por ejemplo, poco después de la publicación de Williams, G. R. Price publicó su ecuación epónima que muestra cómo los cambios de frecuencia de genes en una población son el producto de la selección dentro del grupo y entre grupos distintos.[57] Actualmente, existe mucho interés por la selección a nivel grupal; hay teóricos que siguen desarrollando nuevos modelos para explicar cómo la selección a nivel grupal pudo permitir que la cooperación evolucionara; hay teóricos que piensan que el exilio de la selección a nivel grupal de la teoría evolutiva fue demasiado apresurado.[58] Así como con la ecuación de Price, hay modelos recientes que enfatizan la selección multinivel; es decir, los efectos de la selección tanto a nivel individual como grupal o incluso en otros niveles (intragenómico o en toda la especie).[59]

Si la selección a nivel grupal parece inconsistente con el enfoque fundamental de la biología evolutiva de la aptitud y la adaptación a nivel del individuo, entonces ¿por qué se ha vuelto tan importante en años recientes? Hay varias razones. La primera y menos significativa es la reciente confusión semántica relacionada con el significado de selección a nivel grupal. Algunos argumentos a favor de la selección a nivel grupal parecen en realidad ser intentos por ampliar su definición para incluir procesos que antes se habían considerado casos de selección individual. Por ejemplo, Wilson y Wilson sugieren que la evolución del altruismo recíproco en una población de defraudadores se podría considerar un caso de selección grupal porque los individuos recíprocos y los defraudadores podrían considerarse grupos distintos y los individuos recíprocos tienen en promedio una aptitud mayor a la de los defraudadores.[60] De forma similar, Wilson y Dugatkin sugieren que el conjunto de interacciones entre altruistas (por ejemplo, altruistas de barba verde) se podrían considerar selección a nivel grupal porque los altruistas constituirían un grupo en el que los miembros tuvieron una aptitud promedio relativamente alta.[61] Estos intentos por redefinir conceptos son confusos para quienes están acostumbrados a pensar la selección a nivel grupal como una alternativa distinta de la selección individual. Como mencionamos antes, el *seleccionismo* de grupo tradicionalmente se entiende como una

[57] G. R. Price, "Selection and covariance", *Nature,* 227, 1970, pp. 520-521; G. R. Price, "Extension of covariance selection mathematics", *Annals of Human Genetics,* 35, 1972, pp. 485-490.

[58] Por ejemplo, véase H. Gintis, "Strong reciprocity and human sociality", *Journal of Theoretical Biology,* 206, 2000, pp. 169-179; D. S. Wilson y E. Sober, "Reintroducing group selection to the human behavioral sciences", *Behavioral and Brain Sciences,* 17, 1994, pp. 585-654; D. S. Wilson y E. O. Wilson, *supra,* n. 13.

[59] D. S. Wilson y E. O. Wilson, *supra,* n. 13.

[60] *Idem*.

[61] D. S. Wilson y L. A. Dugatkin, "Group selection and assortative interactions", *American Naturalist,* 149, 1997, pp. 336-351.

preferencia por la explicación a nivel grupal cuando hay un conflicto entre los niveles grupal e individual. Sin embargo, en los casos del altruismo recíproco y de barba verde, no hay conflicto entre ellos.

Una segunda razón detrás del interés renovado en la selección a nivel grupal es la proliferación de modelos formales que muestran cómo un tipo de altruismo conocido como *reciprocidad fuerte* podría evolucionar por medio de la selección biológica y cultural.[62] Un individuo característico de la reciprocidad fuerte actúa cooperativamente y castiga a los no cooperadores, incluso cuando castigar no conlleva ningún retorno de beneficio para él. Estos modelos formales se han complementado con un gran cuerpo de información intercultural de juegos económicos experimentales que se presentan como evidencia empírica de la reciprocidad fuerte.[63] Sin embargo, la interpretación de estos resultados se ha cuestionado por su falta de validez ecológica: no deberíamos dar por sentado que los mecanismos psicológicos de cooperación que produjeron retorno de beneficio en entornos ancestrales necesariamente lo hagan también en los entornos artificiales de los juegos económicos experimentales.[64]

Finalmente, la selección a nivel grupal es atractiva porque es un importante fenómeno biológico que ocurre en la naturaleza. Por ejemplo, en una cepa de la bacteria *Pseudomonas fluorescens,* algunos individuos ayudan a producir un polímero celuloso que le permite al grupo sobrevivir en ausencia de oxígeno. La producción del polímero es costosa y los que no la producen tienen relativamente una aptitud mayor al resto del grupo; sin embargo, los genes que producen el polímero se mantienen por medio de la selección a nivel grupal.[65] Ésta también ayuda a explicar por qué los parásitos frecuentemente evolucionan para ser menos agresivos con sus huéspedes de lo que podrían ser: los parásitos que se re-

[62] Véase R. Boyd, H. Gintis, S. Bowles y P. J. Richerson, "The evolution of altruistic punishment", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 100, 2003, pp. 3531-3535; H. Gintis, *supra,* n. 58; H. Gintis, S. Bowles, R. Boyd y E. Fehr, "Explaining altruistic behavior in humans", *Evolution and Human Behavior,* 24, 2003, pp. 153-172.

[63] E. Fehr, U. Fischbacher y S. Gächter, "Strong reciprocity, human cooperation and the enforcement of social norms", *Human Nature,* 13, 2002, pp. 1-25; J. Henrich, R. Boyd, S. Bowles *et al.,* "'Economic Man' in cross-cultural perspective: Ethnography and experiments form 15 small-scale societies", *Behavioral and Brain Sciences,* 28, 2005, pp. 795-816, 838-855.

[64] T. Burnham y D. D. P. Johnson, "The evolutionary and biological logic of human cooperation", *Analyse and Kritik,* 27, 2005, pp. 113-135; E. H. Hagen y P. Hammerstein, "Game theory and human evolution: A critique of some recent interpretation of experimental games", *Theoretical Population Biology,* 69, 2006, pp. 339-348; M. E. Price, "The resurrection of group selection as a theory of human cooperation", *Social Justice Research,* 21, 2008, pp. 228-240; R. Trivers, "Mutual benefits at all levels of life", *Science,* 304, 2004, pp. 964-965; S. A. West, A. S. Griffin y A. Gardner, "Social semantics: Altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity, and group selection", *Journal of Evolutionary Biology,* 20, 2007, pp. 415-432.

[65] P. B. Rainey y K. Rainey, "Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations", *Nature,* 425, 2003, pp. 72-74.

producen relativamente rápido incrementarán su frecuencia dentro de su huésped, pero se arriesgarían a matarlo, por lo que reducirían su propia oportunidad de propagarse a otro huésped. Esta defraudación o "trampa" (reproducirse demasiado rápido) reduce su propia aptitud a largo plazo, así como la de otros parásitos que residen en el mismo huésped.[66] Sin embargo, el ejemplo probablemente más fascinante de la selección a nivel grupal es el organismo en sí. De acuerdo con el marco teórico más aceptado para explicar las mayores transiciones en la historia de vida, la evolución de la complejidad biológica ha progresado por medio de la selección a nivel grupal.[67] Los primeros genes eran sustancias químicas replicantes que finalmente empezaron a juntar sus fuerzas y rodearse de las primeras células procariotas; estas simples células empezaron a cooperar entre ellas para formar células eucariotas más complejas y los grupos de células se seleccionaron para conformar organismos multicelulares. En cada transición importante, los agentes biológicos se dieron cuenta por sí mismos de que podrían resolver problemas adaptativos al formar grupos cooperativos y que estos grupos finalmente se seleccionaban para convertirse en los paquetes íntegros que ahora percibimos como individuos.

Debido a que es la fuerza más importante en las grandes transiciones de la vida, debemos reconocer que la selección a nivel grupal es un proceso biológico fundamental. Sin embargo, es importante recordar que en la mayoría de los casos de selección a nivel grupal, como los que hemos mencionado anteriormente, los conflictos entre el nivel individual y el grupal son mínimos. Por ejemplo, los varios tipos de células de un organismo multicelular generalmente tienen el mismo interés: trabajar juntas para promover la aptitud del organismo, porque el destino de cada tipo de célula depende de la aptitud. Si un tipo de célula actuara de forma egoísta para promover su propia representación en el organismo y afectara a otro tipo de células, y si el resultado fuera la muerte del organismo, entonces este egoísmo sería autodestructivo. En otras palabras, la mejor forma en la que cada tipo de células puede promover su propia representación a largo plazo es cooperar con otros tipos; esta confluencia de intereses minimiza la necesidad de distinguir entre la lucha por aptitud del "grupo" (que en este caso es el organismo en su totalidad) y los "individuos" (los tipos de células). Sin embargo, incluso este alto nivel de coincidencia de intereses no es siempre suficiente para eludir problemas. Varios tipos de conflictos intragenómicos pueden causar que la cooperación dentro de un organismo se desplome, algunas veces esto tie-

[66] S. A. Frank, "Models of parasite virulence", *Quarterly Review of Biology,* 71, 1996, pp. 37-78.

[67] L. Margulis, *Origin of eukaryotik cells: Evidence and research implications for a theory of the origin and evolution of microbial, plant, and animal cells on the Precambrian Earth,* Yale University Press, New Haven, 1970; J. Maynard-Smith y E. Szathmáry, *The major transitions on evolution,* W. H. Freeman/Spektrum, Nueva York, 1995.

ne consecuencias devastadoras para la aptitud del organismo.[68] Por ejemplo, la distorsión en la segregación promueve la replicación de ciertos genes al incrementar su representación en los gametos del organismo y el ADN dañado puede causar que un tipo de célula se reproduzca a expensas de otros tipos (por ejemplo, el cáncer).

Cooperación humana compleja: acciones colectivas

Ya hablamos sobre las teorías más importantes de adaptación de las conductas cooperativas a nivel individual; además hablamos de la teoría de selección a nivel grupal. Aunque estas teorías describen conductas en una gran cantidad de especies, además de los humanos, todas en algún momento se han usado para explicar aspectos de la conducta cooperativa humana. Sin embargo, hay un aspecto de la conducta cooperativa humana en particular que es muy problemático porque no se ha podido determinar qué tipo de explicación evolutiva es correcta.

Acción colectiva: el problema restante de la cooperación humana

Los humanos son una especie cooperativa que se distingue de otras especies por su extraordinaria capacidad de cooperar en grandes grupos de individuos que no tienen una relación de parentesco genético.[69] Como mencionamos al principio del capítulo, la habilidad de cooperar en grandes grupos es una característica fundamental de la sociedad humana. Sin embargo, éste es el aspecto de la cooperación humana que es más difícil de explicar. Para poder entender la dificultad de explicarlo, examinemos la naturaleza de estos grupos con mayor detalle. Estos grupos realizan acciones colectivas en las que cualquier número de individuos trabajan de forma conjunta para producir un recurso compartido conocido como un bien público (un bien público es el tipo de recurso al que todos los miembros del grupo podrán acceder de forma equitativa). Algunos ejemplos de acciones colectivas que producen un bien público son los esfuerzos comunes que se hacen para proteger a un grupo de un ataque de otros humanos y de depredadores no humanos o el incremento del acceso del grupo a agua o comida. En estas acciones colectivas la medida en que un miembro del grupo se beneficia del bien común se determina con base en cuánto haya contribuido a la

[68] A. Burt y R. Trivers, *Genes in conflict: The biology of selfish genetic elements,* Belknap Press, Cambridge, 2006.

[69] R. Boyd *et al., supra,* n. 62.

producción del mismo. Debido a que todos los miembros tienen acceso equitativo al bien, los que más se sacrificaron para producirlo tendrán el beneficio neto menor; por lo tanto, cada miembro debería intentar contribuir tan poco como le sea posible; las acciones colectivas deberían fracasar.[70] Este clásico problema se conoce como el *problema del polizón,* el *problema de la acción colectiva,* el *dilema social* o la *tragedia de los comunes*.[71] El problema del polizón no es ubicuo porque debería ausentarse cuando los beneficios de la cooperación son suficientemente altos. (Véase recuadro III.2 para una discusión sobre las condiciones en las que el problema del polizón debería aparecer en las acciones colectivas.) Pero en la mayoría de las acciones colectivas, la cooperación constante dependerá de la erradicación efectiva del problema del polizón.

En las investigaciones, afortunadamente, encontramos varios tipos de soluciones al problema del polizón. Por lo general, podemos encontrar estudios sobre acciones colectivas en experimentos económicos de bienes públicos. Los resultados sugieren varias formas en las que los miembros de un grupo intentan resolver el problema de la acción colectiva; es decir, la forma en que pretenden contribuir al bien público minimizando la aparición de polizones. Primero, condicionan la cooperación, en este tipo de altruismo recíproco los miembros de un grupo contribuyen más si observan o esperan contribuciones de los otros miembros.[72] Segundo, castigan a los polizones incluso si castigar es costoso.[73] Tercero, eligen a sus compañeros: si tienen la capacidad de elegir a los otros miembros de su grupo, entonces los grandes contribuidores tienden a formar grupos entre sí y excluir a los polizones; así, los miembros contribuidores no comparten el bien público con el polizón.[74]

[70] M. Olson, *The logic of collective action: Public goods and the theory of groups,* Harvard University Press, Cambridge, 1965.

[71] G. J. Hardin, "The tragedy of the commons", *Science,* 162, 1968, pp. 1243-1248.

[72] U. Fischbacher, S. Gächter y E. Fehr, "Are people conditionally cooperative? Evidence from a public good experiment", *Economic Letters,* 31, pp. 397-404; R. Kurzban y D. Houser, "An experimental investigation of cooperative types in human groups: A complement to evolutionary theory and simulations", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 102, 2005, pp. 1803-1807; J. O. Ledyard, "Public goods: A survey of experimental research", en H. Kagel y A. E. Roth (eds.), *The handbook of experimental economics,* Princeton University Press, Princeton, 1995, pp. 111-194.

[73] E. Fehr y S. Gächter, "Altruistic punishment in humans", *Nature,* 415, 2002, pp. 137-140; E. Ostrom, J. Walker y R. Gardner, "Covenants with and without a sword: Self governance is possible", *American Political Science Review,* 86, 1992, pp. 404-417; M. E. Price, "Punitive sentiment among the Shuar and in industrialized societies: Cross-cultural similarities", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 279-287; M. E. Price, L. Cosmides y J. Tooby, "Punitive sentiment as an anti-free psychological device", *Evolution and Human Behavior,* 23, 2002, pp. 203-231; T. Yamagishi, "The provision of a sanctioning system as a public good", *Journal of Personality and Social Psychology,* 51, 1986, pp. 110-116.

[74] P. Barclay y R. Willer, "Partner choice creates competitive altruism in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 749-753; K. Ehrhart y C. Keser, *Mobility and cooperation: On the run. Working Paper,* 24, CIRANO, Montreal, 1999; T. Page, L. Putterman y B. Unel, "Voluntary association in

RECUADRO III.2. ¿POR QUÉ EL PROBLEMA DEL POLIZÓN DESAPARECE CUANDO LAS ACCIONES COLECTIVAS SON EXTREMADAMENTE PRODUCTIVAS?

Para poder entender por qué el problema del polizón debería desaparecer, en teoría, cuando los beneficios de cooperación son muy altos, es útil entender la representación matemática que describe las situaciones en las que el problema del polizón no se debería presentar.

Primero, pensemos en una acción colectiva en la que el valor del beneficio producido *no* es extremadamente alto. En este tipo de interacción, el polizón obtendrá un beneficio individual. Imaginemos que cuatro aldeanos ($n = 4$) tienen cantidades iguales de comida en un jardín común. Ha llovido durante varios días y tres de los aldeanos deciden construir un muro para proteger al jardín de una inundación; pero no pueden convencer al último aldeano de ayudar. Cada unidad de esfuerzo ($c = 1$) produce dos unidades de beneficio ($b = 2$) porque se protege la comida. Cada uno de los tres aldeanos contribuye $c = 1$ para producir colectivamente $3 \times 2 = 6$ unidades de beneficio. Este beneficio lo comparte de forma equitativa el cuarto aldeano; el beneficio per cápita es de $6/4 = 1.5$. Cada trabajador recibe una ganancia neta de $1.5 - 1 = 0.5$, mientras que el polizón recibe 1.5 de beneficio sin pagar costo alguno. Si el polizón hubiera contribuido al mismo nivel que los demás ($c = 1$), entonces el grupo colectivamente había producido $4 \times 2 = 8$ unidades de beneficio; per cápita el beneficio es de $8/4 = 2$ y la ganancia neta per cápita es de $2 - 1 = 1$. Si el polizón hubiera contribuido, habría obtenido un beneficio menor (1 en lugar de 1.5) y cada uno de los otros miembros habría tenido un beneficio mayor (1 en lugar de 0.5).

Luego, pensemos en una acción colectiva en la que el valor del beneficio producido es extremadamente alto. En este tipo de interacción el polizón pagaría un costo alto a nivel individual. Imaginemos que todos los detalles de la situación anterior son similares excepto porque los cuatro aldeanos han sufrido una escasez de comida y la comida del jardín se ha hecho más valiosa. Ahora, cada unidad de esfuerzo ($c = 1$) produce 5 unidades de beneficio ($b = 5$) en términos de la comida resguardada. De nuevo, tres de los aldeanos construyen un muro mientras que el cuarto es el polizón. Cada uno de los tres trabajadores contribuye $c = 1$ de tal forma que juntos producen $3 \times 5 = 15$ unidades de beneficio, lo cual significa un beneficio per cápita de $15/4 = 3.75$. Cada trabajador recibe una ganancia neta de $3.75 - 1 = 2.75$, mientras que el polizón recibe 3.75 sin pagar un costo. Si el polizón hubiera contribuido ($c = 1$) entonces colectivamente el grupo habría generado $4 \times 5 = 20$ unidades de beneficio, el beneficio per cápita habría sido $20/4 = 5$ y la ganancia neta per cápita sería $5 - 1 = 4$. Si el polizón hubiera contribuido, habría tenido una ganancia mayor (4 en lugar de 3.75); también se habrían beneficiado los otros aldeanos (cada uno habría obtenido 4 unidades de beneficio en lugar de 2.75). En lugar de beneficiarse por ser el polizón, el cuarto aldeano sufrió una pérdida porque en esta acción colectiva los beneficios de cooperación eran muy altos.

Entonces, el incentivo individual para ser el polizón desaparece en acciones colectivas muy productivas. En particular, cuando el costo de la contribución es 1, ser el polizón será demasiado costoso cuando el beneficio generado por cada contribución es más grande que el número de beneficiarios de la acción colectiva (es decir, cuando $c = 1$ y $b > n$).

¿Qué tan efectivas son las teorías anteriores para explicar las conductas cooperativas en el contexto de las acciones colectivas? La selección de parentesco parece insuficiente porque la acción colectiva usualmente está compuesta de miembros sin relación genética. La teoría de otra señal se ha propuesto como una explicación de algunas formas de creación del bien público, pero al parecer no puede predecir conductas fundamentales que se han observado en las acciones colectivas como la cooperación condicionada y el castigo de polizones.[75] De-

public goods experiments: Reciprocity, mimicry and efficiency", *The Economic Journal,* 115, 2005, pp. 1032-1053; K. M. Sheldon, M. S. Sheldon y R. Osbaldiston, "Prosocial values and group-assortation within an N-person prisoner's dilemma", *Human Nature,* 11, 2000, pp. 387-404.

[75] R. J. B. Bird *et al., supra,* n. 46; H. Gintis *et al., supra,* n. 46; E. A. Smith y R. L. B. Bird, *supra,* n. 46.

bido a que la selección de parentesco y la teoría de otra señal al parecer no ofrecen explicaciones completas para la acción colectiva, no las tomaremos en cuenta durante el resto del capítulo. Tampoco tomaremos en cuenta la teoría de la autoseñal porque, como mencionamos antes, al tomar en cuenta el altruismo recíproco y la reciprocidad indirecta, la teoría de la autoseñal resulta demasiado redundante. Entonces, sólo examinaremos las siguientes teorías: el altruismo recíproco, la reciprocidad indirecta, el altruismo de barba verde y la selección a nivel grupal.

Las teorías de reciprocidad como explicaciones de las acciones colectivas

Tradicionalmente el altruismo recíproco se representa como una simple interacción en la que participan sólo dos partes; este modelo obviamente no es el adecuado para explicar las acciones colectivas, en las que participan muchos miembros. Sin embargo, se han hecho grandes esfuerzos por adaptar el altruismo recíproco a acciones colectivas con una cantidad variable de miembros.[76] El primer modelo formal de la reciprocidad de una cantidad variable de miembros, o *n*-miembros,[77] describió una estrategia discreta de reciprocidad en la que un miembro podría contribuir todo o nada (es decir, cero o uno), dependiendo de cuántos de sus compañeros contribuyeran. La conclusión de este modelo fue que este tipo de reciprocidad no era suficiente para resolver el problema del polizón y, por tanto, no podría explicar la evolución de acciones colectivas de gran tamaño; la reciprocidad discreta funciona bien en pequeños grupos (por ejemplo, en grupos de tres a cinco miembros) pero empieza a fallar cuando los grupos son más grandes. Sin embargo, esta conclusión parece incompatible con la observación de que el altruismo recíproco (cooperación condicionada) se observa comúnmente en las acciones colectivas. Un modelo posterior representó el altruismo recíproco de forma más realista, no como una estrategia discreta de todo o nada, sino como una estrategia continua en la que los individuos toman en cuenta la contribución promedio de otros miembros y pueden contribuir en cualquier proporción entre cero y uno. Esta estrategia, que imita la forma en que se comportan los cooperadores condicionales en juegos de bien público, funciona en varios sentidos mucho mejor en el contexto de la acción colectiva que la estrategia discreta.[78] Sin embargo, incluso la

[76] J. Tooby, L. Cosmides y M. E. Price, "Cognitive adaptations for n-person exchange: The evolutionary roots of organizational behavior", *Managerial and Decision Economics,* 27, 2006, pp. 103-129.

[77] R. Boyd y P. J. Richerson, "The evolution of reciprocity in sizable groups", *Journal of Theorical Biology,* 132, 1988, pp. 337-356.

[78] D. D. P. Johnson, M. E. Price y M. Takezawa, "Renaissance of the individual: Reciprocity, positive assortment, and the puzzle of human cooperation", en C. Crawford y D. Krebs (eds.), *Foundations of evolutionary psychology,* Lawrence Erlbaum Associates, Nueva York, 2008, pp. 331-352.

reciprocidad continua tiene dificultades para evolucionar (por ejemplo, por una población invasora de defraudadores incondicionales) en grandes acciones colectivas (alrededor de 100 miembros) excepto por las que son extraordinariamente productivas.

Necesitamos más investigaciones y modelos para describir cómo evolucionó el altruismo recíproco en las acciones colectivas. Aunque los modelos que antes describimos sugieren que es difícil que la reciprocidad evolucione en grandes grupos, es posible que las adaptaciones humanas que generan la reciprocidad evolucionaran en pequeños grupos y que estas adaptaciones se implementen en los grandes grupos que frecuentemente caracterizan a las sociedades modernas. En los entornos humanos ancestrales, los grupos pequeños habrían sido lo más común.[79] Además, es posible que las adaptaciones necesarias para la reciprocidad evolucionaran de forma simultánea y sinérgica con otras conductas cooperativas como la reciprocidad indirecta, la selección de miembros cooperativos para el grupo y el castigo de polizones. Por ejemplo, la reciprocidad y la selección de cooperadores interactúan de forma sinérgica en las acciones colectivas.[80] Si podemos observar interacciones sinérgicas entre la reciprocidad y otras conductas, entonces los modelos que examinan la evolución de la reciprocidad de forma aislada, sin tomar en cuenta otras conductas, subestiman su adaptabilidad. Independientemente de cuál sea la historia de la evolución de la reciprocidad en los grupos, es un hecho que la ubicuidad de la reciprocidad en las acciones colectivas nos sugiere que el altruismo recíproco ha representado un papel importante en la evolución de las acciones colectivas.

También parece posible que la reciprocidad indirecta haya jugado un papel en la evolución de las acciones colectivas. A diferencia del caso del altruismo recíproco, los modelos formales que muestran cómo la reciprocidad indirecta pudo haber evolucionado en el contexto de las acciones colectivas han generado poca controversia.[81] Hay evidencia de juegos económicos experimentales que comprueba estas teorías formales; cuando los individuos que contribuyen en acciones colectivas eligen compañeros para buscar más contribuidores y evitar polizones, los individuos tienden a basar sus decisiones en la información que poseen sobre las historias de interacciones cooperativas que los posibles compañeros han tenido con otros individuos.[82]

[79] R. Kelly, *The foraging spectrum: Diversity in hunter-gatherer lifeways,* Smithsonian Institution Press, Washington, 1995. En la conclusión del presente capítulo analizaremos este problema y la importancia de tomar en cuenta la naturaleza de los entornos humanos ancestrales en el estudio de la psicología evolucionista.

[80] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 77; D. D. P. Johnson *et al., supra,* n. 78.

[81] M. A. Nowak y K. Sigmund, *supra,* n. 44; K. Panchanathan y R. Boyd, *supra,* n. 44.

[82] P. Barclay y R. Willer, *supra,* n. 74; K. Ehrhart y C. Keser, *supra,* n. 74; T. Page *et al., supra,* n. 74; K. M. Sheldon *et al., supra,* n. 74.

El altruismo de barba verde como una explicación de las acciones colectivas

Se ha investigado poco sobre el papel del altruismo de barba verde en la evolución de acciones colectivas. Si la cooperación humana ha evolucionado significativamente mediante el altruismo de barba verde, sólo pudo suceder si la relación entre la señal física que indica la disposición a cooperar y la capacidad de cooperar no es arbitraria. Es decir, los sistemas de barba verde son muy inestables cuando dependen de una señal física que indica la disposición a cooperar que tiene una relación arbitraria con la disposición a cooperar. Por ejemplo, una señal arbitraria como una barba verde puede portarla un individuo que realmente no está dispuesto a cooperar, pero es más difícil falsificar una señal que sólo se puede producir por medio de la conducta cooperativa. Si el altruismo de barba verde fue importante en la evolución de la cooperación humana, entonces la señal fenotípica más común debió ser la conducta cooperativa como tal.[83] Este sistema pudo haber evolucionado por medio de mutaciones que provocaran que la gente tuviera conductas cooperativas y dirigiera esta conducta hacia personas que tuvieran una tendencia similar a cooperar; siempre y cuando estas conductas estuvieran codificadas por los mismos genes en todos estos individuos, sería además un caso de autobeneficio genético. Así, si los grandes contribuidores en las acciones colectivas cooperaran con otros grandes contribuidores, mediante altruismo recíproco (cooperación condicionada) o reciprocidad indirecta (elección de compañeros), también podría haber un proceso subyacente de altruismo de barba verde.

Selección a nivel grupal como una explicación de las acciones colectivas

Finalmente, ¿es posible que la selección a nivel grupal haya facilitado la evolución de las acciones colectivas? Si es así, también los procesos recíprocos a nivel individual (incluyendo o no al altruismo de barba verde) han sido importantes. En un proceso de selección multinivel, las acciones colectivas pudieron haber evolucionado por medio de la selección a nivel individual y grupal.[84] El componente grupal de este proceso podría retener genes que generaran conductas dañinas para la aptitud individual, pero benéficas para la aptitud del grupo siempre que la selección entre grupos fuera suficientemente intensa y que la migración entre grupos fuera suficientemente limitada. Sin embargo, no ha sido

[83] M. E. Price, *supra,* n. 41; D. S. Wilson y L. A. Dugatkin, *supra,* n. 61.
[84] D. S. Wilson y E. O. Wilson, *supra,* n. 13.

fácil generar evidencias de conductas humanas cooperativas seleccionadas a nivel grupal. Un problema es que los investigadores de este tema usualmente buscan evidencia negativa en lugar de positiva: en condiciones controladas de laboratorio, los investigadores tratan de eliminar la posibilidad de que los jugadores de juegos de bienes públicos intenten obtener beneficios individuales al cooperar (por ejemplo, los investigadores imponen un estricto anonimato y realizan juegos de un solo turno para que los jugadores no puedan generar reputación o reciprocidad), si los jugadores siguen comportándose cooperativamente, esta cooperación residual se considera evidencia de selección a nivel grupal.[85] Los críticos de estas investigaciones señalan que la conducta que parece desinteresada en las condiciones ambientalmente nuevas del laboratorio no era igual en los entornos ancestrales.[86] Si se produjera evidencia positiva de selección a nivel grupal y esta evidencia sólo usara la teoría de selección a nivel grupal, entonces sería más fácil demostrar la relevancia de la selección a nivel grupal.

A pesar de la falta de evidencia inequívoca, según algunos investigadores hay muestras que indican que la selección a nivel grupal ha sido importante a lo largo de la evolución de las acciones colectivas. Por ejemplo, como señalamos antes, muchos contribuidores en juegos de bien público castigarán a los polizones aunque el castigo les genere un costo. Este castigo puede constituir un incentivo para que un individuo que sería un polizón coopere, pues la cooperación le permite evitar el castigo. Sin embargo, el castigo no constituye una buena solución a nivel individual para el problema de la acción colectiva porque el castigo es en sí un bien público: es costoso castigar y constituye un beneficio para todo el grupo el obligar a quienes de otra forma serían polizones para cooperar. El castigo simplemente crea un nuevo problema de acción colectiva.[87] Algunos investigadores han sugerido que el proceso de selección grupal cultural y biológico es necesario para resolver el problema del castigo.[88] Por otro lado, algunos investigadores sostienen que el problema del polizón de segundo orden no habría evitado que el castigo de polizones evolucionara por medio de la selección estándar a nivel individual.[89] Para una discusión más profunda sobre el tema de los polizones y el problema de segundo orden, véase recuadro III.3.

Tal vez la mejor evidencia a favor de la selección a nivel grupal en humanos

[85] F. Fehr *et al., supra,* n. 63; J. Henrich *et al., supra,* n. 63.

[86] T. Burnham y D. D. P. Johnson, *supra,* n. 64; E. H. Hagen y P. Hammerstein, *supra,* n. 64; M. E. Price, *supra,* n. 64; R. Trivers, *supra,* n. 64; S. A. West *et al., supra,* n. 64.

[87] R. Boyd y P. J. Richerson, "Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups", *Ethology and Sociobiology,* 13, 1992, pp. 171-195; T. Yamagishi, *supra,* n. 73.

[88] R. Boyd *et al., supra,* n. 62; H. Gintis, *supra,* n. 58; H. Gintis *et al., supra,* n. 62.

[89] A. Gardner y A. Grafen, "Capturing the superorganism: A formal theory of group adaptation", *Journal of Evolutionary Biology,* 22, 2009, pp. 659-671; M. E. Price, *supra,* n. 51; M. E. Price, *supra,* n. 73; M. E. Price *et al., supra,* n. 73.

es que la gente ocasionalmente muestra conductas extremadamente altruistas en acciones colectivas —por ejemplo el autosacrificio en conflictos bélicos— que son particularmente difíciles de explicar en términos de teorías a nivel individual.[90] Estas conductas pueden ser difíciles de estudiar en especial porque muchas veces es difícil o poco ético reproducirlas en un laboratorio. Sin embargo, si queremos entender el extraordinario autosacrificio humano, es posible que la selección a nivel grupal sea una parte esencial de la explicación. Por otro lado, la gente que acepta suicidarse por su coalición, como los "hombres-bomba", usualmente obtiene un estatus extraordinariamente alto antes de morir.[91] Es posible que en entornos ancestrales obtener un estatus tan alto tenía una relación tan positiva con la aptitud, especialmente para los machos,[92] que la selección diseñó a gente que piensa en la obtención de este estatus como una opción deseable. En las sociedades modernas caracterizadas por novedades ambientales (como los explosivos), la búsqueda del estatus (como en el caso de los hombres-bomba) puede resultar frecuentemente en la muerte prematura (una mala adaptación), pero en entornos ancestrales el sacrificio pudo ser adaptativo.

Conclusión

La cooperación y la evolución del altruismo han sido temas centrales en la biología de la conducta desde la época de Darwin y seguirán siendo problemas importantes. Hemos hecho grandes avances en la explicación de estos temas, especialmente desde el cambio de perspectiva a mediados de la década de los sesenta cuando los genes se comenzaron a pensar como la unidad fundamental de selección. Sin embargo, a pesar de este progreso, falta mucho por hacer, especialmente para los psicólogos evolucionistas interesados en la evolución de las acciones colectivas. Debido a que la acción colectiva es tan importante para la sociabilidad humana, y porque constituye algunos de los grandes retos de la biología de la conducta, en esta conclusión enfatizaré dos formas en que podrían progresar las investigaciones evolutivas sobre las acciones colectivas.

Primero, por las razones que enfaticé a lo largo de este capítulo, antes de usar explicaciones a nivel grupal para entender la evolución de acciones colectivas, deberíamos enfocarnos a las teorías a nivel individual, como las teorías de

[90] R. Sosis y C. S. Alcorta, "Militants and martyrs: Evolutionary perspective on religion and terrorism", en R. D. Sagarin y T. Taylor (eds.), *Natural security,* University of California Press, Berkeley, 2008, pp. 105-125.

[91] A. Axell y H. Kase, *Kamikaze: Japan's suicide gods,* Longman, Nueva York, 2002; A. Moghadam, "Palestinian suicide terrorism in the Second Intifada: Motivations and organizational aspects", *Studies in Conflict and Terrorism,* 26, 2003, pp. 65-92.

[92] M. Daly y M. Wilson, *Homicide,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1988.

RECUADRO III.3. EL CASTIGO DE POLIZONES Y EL PROBLEMA DE SEGUNDO ORDEN

Como mencionamos en el cuerpo del texto, el castigo puede ayudar a resolver el problema del polizón en acciones colectivas cuando los costos de recibir un castigo son mayores a las ventajas de ser un polizón, ser cooperador es más rentable que ser polizón. Hay evidencias de acciones colectivas experimentales y de la vida cotidiana que sugieren que los grupos cooperan de forma más productiva cuando se puede castigar a los polizones y que los miembros de un grupo aceptarán con gusto los costos asociados con castigar a los polizones.[a] Estos costos pueden incluir no sólo el gasto que implica infringir el castigo (gasto de energía, costos monetarios) sino todos los que podrían resultar de la represalia del castigado; después de un castigo, muchos polizones intentarán vengarse de sus castigadores.[b]

Sin embargo, aunque el castigo a primera vista parece resolver el problema del polizón, al observarse de cerca parece que simplemente remplaza este problema con un nuevo problema de polizón de segundo orden. Cuando un participante de una acción colectiva castiga a un polizón, produce recursos para otros participantes, pues coacciona una contribución para el bien público del individuo que, si no fuera castigado, sería un polizón. Pero aunque todos los participantes se benefician de esta contribución, sólo el castigador tiene que pagar un costo. Por lo tanto, los castigadores tienen una desventaja relativa en relación con los *polizones de segundo orden,* los participantes que aceptaron los beneficios producidos por el castigo del primer polizón pero que no tuvieron que ayudar a pagar el costo de castigarlo.[c] Por esta razón, el castigo de los polizones a veces se conoce como *castigo altruista*.[d]

¿Cómo se puede resolver este problema de segundo orden? Algunos teóricos creen que la solución requiere de la selección a nivel grupal.[e] Sin embargo, otros teóricos piensan que debe haber alguna explicación a nivel individual para la evolución del castigo de polizones y el sentimiento punitivo que lo motiva.[f] Debido a los problemas que se asocian con el uso de la selección a nivel grupal cuando en realidad la selección individual podría ser suficiente, se debería reflexionar sobre todas las formas en que castigar a los polizones pudo beneficiar a nuestros ancestros.

Una explicación a nivel individual de cómo evolucionó el castigo de polizones es el castigo de segundo orden; esta idea supone que no sólo se castiga a los polizones, sino también a quienes no los castigan. (Podría parecer que esto sólo llevaría a un infinito problema de polizones de tercer orden y órdenes más altos –los participantes que no castigan a los participantes que no castigan a los polizones y así sucesivamente—: pero este problema parece ser intrascendente a partir del segundo orden.)[g] Sin embargo, el mismo tipo de métodos experimentales que han producido evidencias contundentes del

[a] Véase, por ejemplo, E. Fehr y S. Gächter, "Altruistic punishment in humans", *Nature,* 415, 2002, pp. 137-140; E. Ostrom, "Collective action and the evolution of social norms", *Journal of Economic Perspectives,* 14, 2000, pp. 137-158; M. E. Price, "Punitive sentiment among the Shuar and industrialized societies: Cross-cultural similarities", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 279-287; T. Yamagishi, "The provision of a sanctioning system as a public good", *Journal of Personality and Social Psychology,* 51, 1986, pp. 110-116.

[b] M. Cinyabuguma, T. Page y L. Putterman, "Cooperation under the threat of expulsion in a public goods experiment", *Journal of Public Economics,* 89, 2005, pp. 1421-1435; N. Nikiforakis, "Punishment and counter-punishment in public good games: Can we really govern ourselves?", *Journal of Public Economics,* 92, 2008, pp. 91-112.

[c] R. Boyd y P. J. Richerson, "Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups", *Ethology and Sociobiology,* 13, 1992, pp. 171-195; T. Yamagishi, *supra,* n. a.

[d] R. Boyd *et al.,* "The evolution of altruistic punishment", *Proceedings of the National Academy o Sciences of the USA,* 100, 2003, pp. 3531-3535; T. Johnson, C. T. Dawes, J. H. Fowler *et al.,* "The role of egalitarian motives in altruistic punishment", *Economic Letters,* 102, 2009, pp. 192-194.

[e] R. Boyd *et al., supra,* n. d; H. Gintis, "Strong reciprocity and human sociality", *Journal of Theoretical Biology,* 206, 2000, pp. 169-179; H. Gintis *et al.,* "Explaining altruistic behavior in humans", *Evolution and Human Behavior,* 24, 2003, pp. 153-172.

[f] A. Gardner y A. Grafen, "Capturing the superorganism: A formal theory of group adaptation", *Journal of Evolutionary Biology,* 22, 2009, pp. 659-671; C. Hauert, A. Traulsen, H. Brandt *et al.,* "Via freedom to coercion: The emergence of costly punishment", *Science,* 316, 2007, pp. 1905-1907; M. E. Price, L. Cosmides y J. Tooby, "Punitive sentiment as an anti-free rider psychological device", *Evolution and Human Behavior,* 23, 2002, pp. 203-231.

[g] Para una explicación, véase T. Kiyonari y P. Barclay, "Free-riding may be thwarted by second-order rewards rather than punishment", *Journal of Personality and Social Psychology,* 95, 2008, pp. 826-842.

castigo de polizones, no han generado mucha evidencia de castigos para los individuos que no castigan a los polizones.[h]

Afortunadamente hay varias explicaciones a nivel individual para el castigo de polizones. Por ejemplo, es posible que los polizones se castiguen porque se les rechaza en transacciones privadas fuera del contexto de las acciones colectivas, un proceso de reciprocidad indirecta que evita el problema de segundo orden.[i] Otra alternativa es que en las acciones colectivas en las que se cumplen ciertas condiciones (por ejemplo, en el que el bien público puede ser exclusivo) el castigo del polizón puede evolucionar sin el problema de segundo orden si los miembros de la población pueden elegir no participar en acciones colectivas y trabajar en sus propias ocupaciones.[j]

Finalmente, quizá la idea más prometedora es que los castigadores reciben algún tipo de reputación privada como resultado de que otros observan su conducta. Esta idea está sustentada sobre experimentos que sugieren que los participantes observados por una audiencia castigan más a los polizones que los anónimos.[k] ¿Cuál podría ser la naturaleza de estos beneficios-reputaciones? Podrían ocasionar que el castigador se perciba como un buen compañero cooperativo; hay investigaciones que sugieren que los castigadores se perciben como más confiables y se prefieren como compañeros.[l] O podrían provocar que el castigador se perciba como alguien al que no se debe tratar de engañar,[m] la disposición a castigar polizones puede entenderse como "si tratas de engañarme, esto es lo que te espera". Esta reputación podría traer beneficios para el castigador en otros contextos sociales distintos al bien público (por ejemplo, en intercambios de sólo dos personas) que podrían compensar la desventaja del castigador con respecto a los polizones de segundo orden en las acciones colectivas.[n]

[h] T. Kiyonari y P. Barclay n. g; T. Kiyonari, M. van Veelen y T. Yamagishi, "*Can second-order punishment solve the puzzle of human cooperation in one-shot games?",* manuscrito, 2008.

[i] K. Panchanathan y R. Boyd, "Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem", *Nature,* 432, 2004, pp. 499-502.

[j] C. Hauert *et al., supra,* n. f.

[k] R. Kurzban, P. DeScioli y E. O'Brien, "Audience effects on moralistic punishment", *Evolution and Human Behavoir,* 28, 2007, pp. 75-84; J. Piazza y J. M. Bering, "The effects of percieved anonymily on altruistic punishment", *Evolutionary Sychology,* 6, 2008, pp. 487-501.

[l] R. M. A. Nelissen, "The price you pay: Cost-dependent reputation effects of altruistic punishment", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 242-248.

[m] M. E. Price, "Pro-community altruism and social status in Schuar village", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 191-208.

[n] Para una discusión sobre otras soluciones posibles al problema del polizón, véase M. E. Price, *supra,* n. m.

reciprocidad, de selección de cooperadores y el altruismo de barba verde.[93] Además, como señalé anteriormente, deberíamos analizar las conductas cooperativas a nivel individual no sólo aisladas unas de otras, sino como estrategias que pueden existir simultáneamente e incluso interactuar de forma sinérgica. Este tipo de análisis, de lo particular a lo general, debería comenzar por buscar soluciones a nivel individual; sin embargo, también es importante estudiar los efectos de la selección a nivel grupal. Sin embargo, si empezamos con una investigación exhaustiva a nivel individual, entonces, para el momento en que trabajemos el nivel grupal, tendremos las herramientas necesarias para entender cómo las conductas benéficas para el grupo pudieron evitar su extinción por selección natural a nivel individual. Actualmente hay teóricos como Martin Nowak y Christoph Hauert y sus colegas que están haciendo modelos innovadores para explicar la

[93] M. E. Price, *supra,* n. 41.

evolución de las acciones colectivas a nivel individual.[94] Además, investigadores como Louis Putterman y sus colegas, Pat Barclay y sus colegas y Mark van Vugt y sus colegas están haciendo pruebas experimentales de las teorías de acción colectiva a nivel individual.[95]

Segundo, al intentar identificar las adaptaciones humanas que permiten la participación en las acciones colectivas, siempre deberíamos tener en cuenta que estas adaptaciones fueron diseñadas por entornos fundamentalmente distintos a los de las sociedades modernas.[96] Estas adaptaciones sucedieron en "entornos de adaptabilidad evolutiva" (EEA) específicos y aunque funcionaron adaptativamente en estos entornos ancestrales, no siempre deberíamos esperar que funcionen adaptativamente en entornos modernos.[97] Sin embargo, como mencioné anteriormente, algunos análisis evolutivos erran al asumir que si una adaptación promovió la aptitud individual en entornos antiguos, entonces debería también hacerlo en entornos contemporáneos; en ocasiones cometen este error incluso cuando los entornos contemporáneos son completamente distintos a los del pasado; por ejemplo, cuando el entorno es el laboratorio experimental de una universidad.

También es importante tener en cuenta las condiciones ancestrales cuando examinamos la adaptabilidad de las conductas cooperativas en grandes grupos. Por ejemplo, el modelo de la evolución de la reciprocidad en acciones colectivas que presentamos antes, [98] que sugirió que sería difícil que la reciprocidad evolucionara en grandes acciones colectivas, ha ocasionado que algunos crean que cuando los humanos participan en grandes acciones colectivas en entornos

[94] Véase C. Hauert, A. Traulsen, H. Brandt *et al.,* "Via freedom to cortion: The emergence of costly punishment", *Science,* 316, 2007, pp. 1905-1907; C. Hauert, A. Traulsen, H. Brandt *et al.,* "Public goods with punishment and abstaining in finite and infinite populations", *Biological Theory,* 3, 2008, pp. 114-122; J. Y. Wakano, M. A. Nowak y C. Hauert, "Spatial dynamics of ecological public goods", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 106, 2009, pp. 7819-7914.

[95] O. Bochet y L. Putterman, "Not just babble: Opening the black cox of communication in a voluntary contribution experiment", *European Economic Review,* 53, 2009, pp. 309-326; A. Ertan, T. Page y L. Putterman, "Who to punish? Individual decisions and majority rule in mitigating the free rider problem", *European Economic Review,* 53, 2009, pp. 495-511; P. Barclay y R. Willer, *supra,* n. 74; T. Kiyonari y P. Barclay, "Free-riding may be thwarted by second-order rewards rather than punishment", *Journal of Personality and Social Psychology,* 95, 2008, pp. 826-842; R. O. O'Gorman, J. Henrich y M. van Vugt, "Constraining free-riding in public good games: Designated solitary punishers can sustain human cooperation", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2008, pp. 323-329; M. van Vugt y B. R. Spisak, "Sex differences in leadership emergence during competitions within and between groups", *Psychological Science,* 19, 2008, pp. 854-858.

[96] J. Tooby *et al., supra,* n. 76.

[97] D. Symons, "Adaptiveness and adaptation", *Ethology and Sociobiology,* 11, 1990, pp. 427-444; J. Tooby y L. Cosmides, "The psychological foundations of culture", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind,* Oxford University Press, Nueva York, 1992, pp. 19-136.

[98] Véase el modelo en R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 77.

modernos, su conducta no se pueda explicar en términos de la adaptación de la reciprocidad.[99] El problema de esta conclusión es que aunque la adaptación en entornos ancestrales se diseñó en pequeños grupos, puede seguir funcionando en grandes grupos. Por ejemplo, una regla de contribución en una acción colectiva como "tu cooperación debe ser igual al promedio de cooperación de los otros miembros" puede funcionar en un grupo de cualquier tamaño, incluso si funcionó adaptativamente en pequeños grupos y de forma maladaptativa en grandes grupos. Si los humanos poseen adaptaciones que permiten la reciprocidad en acciones colectivas, entonces es probable que hayan evolucionado en grupos pequeños. Un grupo cazador-recolector promedio contiene sólo entre siete y ocho recolectores hombres y mujeres de tiempo completo,[100] lo cual indica que una acción colectiva típica exclusiva de un sexo (como un grupo de hombres cazadores) en entornos ancestrales pudo haber consistido de sólo unos cuatro miembros. Es posible que las adaptaciones humanas que permiten la reciprocidad hayan evolucionado en grupos muy pequeños; es posible que estas adaptaciones gobiernen la conducta humana en los grandes grupos de las sociedades modernas, independientemente de si generan resultados adaptativos en grupos grandes.

En conclusión, el estudio de las acciones colectivas representa un reto cuando se estudia desde la perspectiva de los distintos niveles de selección (individual y grupal) porque siempre se debe examinar primero la selección a nivel individual y porque siempre debemos tener en cuenta que las adaptaciones que permiten la cooperación fueron diseñadas en el contexto de entornos ancestrales fundamentalmente distintos a los entornos modernos. Sin embargo, muchos investigadores actualmente están encarando estos retos y no hay duda de que mejorará nuestra comprensión de la evolución de la cooperación. Si nuestro entendimiento sigue progresando con la misma velocidad de las últimas décadas, entonces el problema de la cooperación ya no será un problema.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a Oliver Curry por dirigir mi atención a la profundidad de las reflexiones de Darwin sobre los niveles de selección y a Jade Price por sugerir correcciones al manuscrito.

[99] Por ejemplo, E. Fehr, "Don't lose your reputation", *Nature,* 432, 2004, pp. 449-450; J. Henrich, "Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation", *Journal of Economic Behavior and Organization,* 53, 2004, pp. 3-53.

[100] R. Kelly, *supra,* n. 79.

IV. ELECCIÓN DE PAREJA Y SELECCIÓN SEXUAL

David Waynforth

La selección sexual que Darwin describió constituye una sólida base para entender la gran variedad de conductas humanas relacionadas con el sexo, así como algunas diferencias anatómicas y hormonales entre hombres y mujeres. Aunque la teoría de la selección sexual tiene 150 años de antigüedad, aún hoy siguen surgiendo nuevas investigaciones en torno a la selección sexual. Por ejemplo, un área que actualmente se está estudiando en el contexto de la selección sexual es la variedad de estrategias de apareamiento femeninas y la forma en que las mujeres muestran rasgos o conductas seleccionadas sexualmente.

En este capítulo expongo detalladamente la teoría de la selección sexual como un marco teórico para entender las diferencias sexuales, fisiológicas y conductuales relacionadas con el sexo. Haciendo uso de las investigaciones más recientes sobre la selección sexual, expondré las diferencias entre los sexos en el apareamiento humano, particularmente a la luz de los nuevos hallazgos sobre la selección sexual en hembras.

Otro objetivo de este capítulo es examinar las investigaciones sobre las diferencias conductuales entre individuos del mismo sexo en el contexto del apareamiento. Estudio dos áreas de variación entre individuos del mismo sexo: la primera es la de tácticas de apareamiento, que incluyen conductas usadas para atraer al sexo opuesto (como el humor); la segunda es la de estrategias de apareamiento, que entendemos como la cantidad de tiempo y esfuerzo que los individuos invierten en relaciones de larga duración o en buscar relaciones sexuales de corta duración. Estudio la evolución de tácticas alternativas de apareamiento al presentar investigaciones sobre la evolución de las distintas tácticas que usan otras especies. Después, estudio cómo el apareamiento humano se puede entender a la luz de las teorías de tácticas alternativas de apareamiento de otras especies. Estudio las diferentes estrategias de apareamiento que usan los distintos individuos de un sexo. Para hacer lo anterior, señalo cuáles son las condiciones que pueden limitar la optimización de la aptitud biológica. Los modelos que muestran qué conductas son óptimas para la aptitud en el contexto de la selección sexual son muy útiles para explicar los problemas adaptativos que los

humanos enfrentan, pero pocas veces se han utilizado en la psicología evolucionista.[1]

Selección sexual

En *El origen de las especies* Charles Darwin presentó la idea de la selección sexual para explicar la evolución de rasgos encontrados sólo en machos, que parecían no haber evolucionado por constituir una ventaja para la supervivencia, sino para atraer hembras o competir con otros machos por el acceso a las hembras.[2] Fisher sugirió una serie de eventos que pudieron resultar en la selección sexual: primero, un macho produce una forma exagerada de un rasgo, como una cola más larga. Segundo, los machos de cola larga presentan un índice de supervivencia un poco mayor. Tercero, algunas hembras muestran una preferencia por el apareamiento con machos de cola larga.[3] Dadas estas condiciones, el rasgo y la preferencia por el mismo, se crea un vínculo y se hereda a lo largo de las generaciones: los individuos con los alelos que producen el rasgo son elegidos como parejas por individuos con alelos que producen una preferencia por el rasgo. Fisher concibió este proceso como un proceso potencialmente desenfrenado; en generaciones subsecuentes, los machos de cola larga sobrevivirían en mayor medida y serían preferidos por las hembras. El resultado sería que la expresión del rasgo aumentaría en cada generación hasta que el rasgo exagerado se convirtiera en una desventaja significativa para la supervivencia.

La investigación sobre la selección sexual tomó impulso después de la aparición de la teoría de las señales costosas como muestras honestas de alta calidad de pareja.[4] Este modelo del proceso de selección sexual constituía una segunda explicación de la evolución de rasgos sexualmente seleccionados, distinta al proceso descrito por Fisher. En el principio del *handicap*, el costo de producir señales es fundamental; las señales seleccionadas sexualmente deben ser costosas para la supervivencia y la capacidad del individuo de portar la señal actúa como una evidencia de su calidad genética. Si todos los individuos pudieran asumir el costo fisiológico de producir señales de su gran calidad genética, entonces las señales no tendrían utilidad para los miembros del sexo opuesto, que intentan selec-

[1] S. W. Gangestad y J. A. Simpson, "The evolution of human mating: Trade-offs and strategic pluralism", *Behavioral and Brain Sciences*, 23, 2000, pp. 573-587.

[2] C. Darwin, *El origen de las especies por medio de la selección natural*, trad. Antonio de Zuleta, Catarata/CSIC-/UNAM/AMC, México, 2009.

[3] R. A. Fisher, "The evolution of sexual preferences", *Eugenics Review*, 7, 1915, pp. 184-192.

[4] A. Grafen, "Sexual selection unhandicapped by Fisher process", *Journal of Theoretical Biology*, 144, 1990, pp. 473-516; W. D. Hamilton y M. Zuk, "Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?", *Science*, 21, 1982, pp. 384-387; A. Zahavi, "Mate selection: A selection for a handicap", *Journal of Theoretical Biology*, 53, 1975, pp. 205-214.

Cuadro iv.1. *Características comunes de los rasgos seleccionados sexualmente*

Característica del rasgo seleccionado sexualmente	*Explicación*
Diferencias sexuales	Un sexo carece de un rasgo o ambos sexos lo poseen pero en uno de los sexos es exagerado.
Universalidad	Los mismos rasgos seleccionados sexualmente se encuentran en todas las poblaciones de la especie, excepto en donde las condiciones locales no favorecen el despliegue del rasgo, o la selección sexual ha actuado durante poco tiempo sobre el rasgo.
Preferencias de apareamiento	Un sexo muestra una preferencia por parejas sexuales con el rasgo.
Éxito reproductivo	Los individuos que portan el rasgo exagerado deberían tener un éxito reproductivo y de apareamiento mayor.
Costos	El rasgo es fisiológicamente costoso para el individuo que lo porta.
Correlaciones fenotípicas	Los individuos que portan el rasgo muestran en general una gran calidad fenotípica.

cionar la pareja de mayor calidad; tampoco tendrían utilidad en el contexto de la competencia entre individuos del mismo sexo. Entonces, este tipo de señales se pueden considerar indicadores honestos de la calidad genética de un individuo. El cuadro iv.1 muestra algunas características de los rasgos que podríamos observar si evolucionaran por medio de la selección sexual mediante el proceso de Fisher o de señal costosa.

Al parecer, la selección sexual de Darwin ha producido algunas de las conductas y rasgos físicos más extraordinarios: la cola del pavo real, la danza del urogallo *(Tetrao urogallus)* y los colmillos de las morsas son algunos de los rasgos más conocidos que seguramente son producto de la selección sexual. En algunas especies los rasgos seleccionados sexualmente pueden ser extremos, como la intensa coloración de los loros eclécticos, que provocó que los primeros naturalistas pensaran que observaban diferentes especies y no machos y hembras de la misma especie. A diferencia de estas especies, los humanos no poseen rasgos extraordinarios seleccionados sexualmente: no tenemos el trasero azul del mandril o las astas de los ciervos. Sin embargo, hay evidencia de consecuencias más discretas de la selección sexual. Continuaré este capítulo con un esquema de algunas de las consecuencias de la selección sexual y discutiré su papel en la elección humana de pareja.

La selección sexual resulta en diferencias entre los sexos como señales o rasgos que tienden a ser exclusivos de cada sexo. Como regla general, los machos tienden a tener más ornamentos físicos y conductuales que indican su calidad fe-

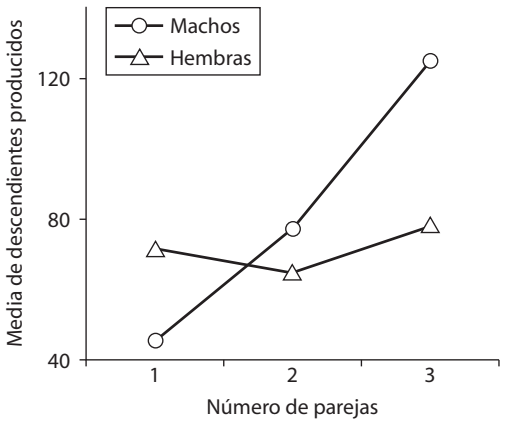


Figura iv.1. *Los experimentos de Bateman sobre el éxito reproductivo como una función del número de apareamientos sugieren que, debido a que hay recompensas mayores para el esfuerzo reproductivo de los machos, la selección sexual debería ser más fuerte en ellos.*

Fuente: Adaptado de la tabla 8 de A. J. Bateman, "Intrasexual selection on *Dorsophilia", Heredity,* 2, 1948, pp. 349-368.

notípica.[5] Bateman concluyó que la causa subyacente es que la inversión mínima en descendientes varía de machos a hembras; los óvulos son mucho más grandes y es mucho más costoso producirlos en términos de energía que los espermatozoides (heterogamia).[6] El resultado es que los machos compiten por el acceso al limitado producto de la capacidad reproductiva femenina y las hembras discriminan entre los machos para elegir parejas de alta calidad (véase figura iv.1).

Trivers señaló que las diferencias de inversión parental entre sexos son importantes para estudiar la evolución de rasgos seleccionados sexualmente: la selección sexual debería ser más fuerte en el sexo que invierte menos en los descendientes.[7] En los mamíferos, el costo del embarazo y la lactancia provoca que los machos estén sujetos en mayor medida a la selección sexual. La señal de la calidad de pareja por medio de rasgos seleccionados sexualmente tiende a ser más frecuente en machos en una gran variedad de especies.[8] Otra razón por la que los rasgos seleccionados sexualmente son frecuentemente más comunes en machos es que las hembras tienen la opción de invertir directamente en los descendientes. Es más probable que el éxito reproductivo de las mujeres se maximi-

[5] Véase C. Darwin, *The descent of man and selection in relation to sex,* Murray, Londres, 1871; G. C. Williams, *Adaptation and natural selection,* Princeton University Press, Princeton, 1966.

[6] A. J. Bateman, "Intrasexual selection on *Dorsophilia*", *Heredity,* 2, 1948, pp. 349-368.

[7] R. L. Trivers, "Parental investment and sexual selection", en B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descent of man,* Aldine, Chicago, 1972, pp. 136-179.

[8] Para una explicación más exhaustiva, véase T. Clutton-Brock y G. A. Parker, "Potential reproductive rates and the operation of sexual selection", *Quarterly Review of Biology,* 67, 1992, pp. 437-456.

ce cuando la energía que se podría usar para desplegar un rasgo se use directamente en funciones reproductivas.[9]

A pesar de la influencia de la heterogamia y los beneficios de la inversión directa en la reproducción, en lugar de rasgos exagerados en el caso de las hembras, la selección sexual a veces opera en señales femeninas de la misma forma en la que opera en machos.[10] La competencia entre hembras por conseguir recursos provocó que la reproducción potencialmente permitiera la evolución de rasgos seleccionados sexualmente en hembras.[11] La competencia entre hembras pudo ocurrir cuando los recursos (como el territorio) fueron controlados por machos y cuando éstos en gran medida cuidaron a los descendientes.[12] Bajo estas condiciones, las hembras pueden tener un éxito reproductivo mayor al resultar más atractivas para los machos que controlan más recursos y que pueden invertir más en los descendientes; así, pueden competir con otras hembras por las mejores parejas potenciales.

Las hembras probablemente tendrán rasgos para atraer a los machos cuando aparearse con varios de ellos incremente su éxito reproductivo. Esta situación no se observó en los experimentos de Bateman con moscas de la fruta *(Drosophila melanogaster).* A partir de estos experimentos, Bateman señala que la competencia y despliegue de rasgos para aumentar las oportunidades de apareamiento provocarán que la selección sexual sea más fuerte en machos: sólo su éxito reproductivo fue influido por el número de apareamientos en los experimentos de Bateman (véase figura IV.1). Sin embargo, investigaciones subsecuentes han destacado la importancia del apareamiento múltiple para el éxito reproductivo de las hembras en numerosas especies.

El cuadro IV.2 contiene un resumen de algunas de las condiciones que teóricamente se consideran necesarias para la evolución de las señales sexuales masculinas y femeninas. Queda claro que hay razones para que la evolución de señales sexuales afecte a ambos sexos. La presencia y fuerza relativa de cada una de las condiciones que se precisan en el cuadro IV.2 determina si la tendencia es que aparezcan en machos, hembras o en ambos sexos. Una de las condiciones que aparece en el cuadro IV.2, la copia de elección de pareja, puede fortalecer la selección sexual en cualquier sexo. La copia de elección de pareja sucede cuando, en lugar de evaluar directamente a un individuo del sexo opuesto para de-

[9] S. Fitzpatrick, A. Berglund y G. Rosenqvist, "Ornaments or offspring: Costs to reproductive success restrict sexual selection processes", *Biology Journal of the Linnaean Society, London,* 55, 1995, pp. 251-260.

[10] Véase T. Clutton-Brock, "Sexual selection in females", *Animal Behaviour,* 77, 2009, pp. 3-11; N. LeBas, "Female finery is not for males", *Trends in Ecology and Evolution,* 21, 2006, pp. 170-173.

[11] N. LeBas, *supra,* n. 10.

[12] N. Burley, "Parental investment, mate choice, and mate quality", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 74, 1977, pp. 3476-3479; S. Fitzpatrick *et al., supra,* n. 9.

CUADRO IV.2. *Resumen de las explicaciones de los rasgos seleccionados sexualmente y las diferencias de sexos en cuanto a selectividad. Es posible usar estas explicaciones para entender el apareamiento humano*

Condición que propicia la evolución del rasgo costoso	*Sexo que posee el rasgo*	*Sexo selectivo*
Inversión menor en células sexuales (heterogamia)	Machos	Hembras
Inversión parental masculina baja	Machos	Hembras
Competencia entre machos para aparearse con hembras	Machos	Hembras
Alto índice de masculinidad	Machos	Hembras
Dado un presupuesto energético equitativo, las hembras que distribuyen su energía en señales y fecundidad tendrán menos éxito reproductivo que las hembras que usen su energía sólo en la fecundidad	No Hembras	
Competencia entre hembras por los recursos necesarios para la reproducción	Hembras	Machos
Costos significativos de cuidados paternos	Hembras	Machos
Alta variación en fecundidad entre hembras	Hembras	Machos
El apareamiento múltiple aumenta el éxito reproductivo de las hembras	Hembras	Machos
Bajo índice de masculinidad	Hembras	Machos
Copia de elección de pareja	Cualquier sexo	

terminar su idoneidad para el apareamiento, algunos individuos copian las elecciones de otros. Esto fortalece la selección sexual si los individuos copian la elección de otros que han elegido con base en una señal física o conductual porque los individuos con esta señal tendrán más éxito en el apareamiento.[13] La copia de elección de pareja debería ocurrir con más frecuencia en el sexo más selectivo en especies donde uno de los sexos es selectivo y el otro tiene rasgos seleccionados sexualmente; se piensa que evolucionó para disminuir el tiempo y costo de energía de la elección de pareja.[14] En la mayoría de los mamíferos, se espera observar esta conducta en las hembras, pues los rasgos seleccionados sexualmente se observan con mayor frecuencia en machos.

[13] S. Alonso, "Mate choice copying affects sexual selection in wild populations of the osellated wrasse", *Animal Behaviour*, 75, 2008, pp. 1715-1723.

[14] L. Dugatkin y J. Godin, "Reversal of female mate choice by copying in the guppy", *Proceedings of the Royal Society B*, 249, 1992, pp. 179-184.

¿Qué sexo desarrolló señales seleccionadas sexualmente en humanos?

Los lectores familiarizados con las investigaciones de psicología evolucionista sobre la elección de pareja en los seres humanos saben que en nuestra especie las señales sexuales femeninas, como el índice cintura/cadera y el atractivo facial, han sido ampliamente estudiadas; queda claro que son importantes en la elección de pareja.[15] Por tanto, los psicólogos evolucionistas han trabajado bajo el supuesto de que los humanos son una de las pocas especies que muestran una subversión en el patrón predominante de señales sexuales masculinas esperadas de la heterogamia y la poca inversión parental masculina.

La razón que usualmente se da para sostener el argumento de que las hembras humanas han evolucionado señales seleccionadas sexualmente es que los machos humanos se deben enfrentar al problema de identificar mujeres con fecundidad alta y consecuentemente las mujeres han evolucionado señales de fecundidad.[16] La gran variabilidad en la fecundidad entre individuos usualmente ocurre entre machos: los machos muestran una mayor varianza en el éxito reproductivo como consecuencia de la heterogamia y la inversión parental particularmente femenina. Sin embargo, los factores que provocan una gran variabilidad en la fecundidad femenina pueden ocasionar la evolución de señales sexuales femeninas que indican fecundidad e incrementan la selectividad masculina en la elección de pareja.[17]

Queda claro que las sociedades humanas muestran el típico patrón de los mamíferos de varianza alta en el éxito reproductivo de los machos.[18] Por lo tanto, no podemos considerar que la varianza en la reproducción en sociedades humanas sea la única condición que propicia la evolución de señales sexuales femeninas como resultado de la alta varianza en la fecundidad femenina, especialmente cuando se compara con la masculina. Sin embargo, dado que los hu-

[15] Por ejemplo, D. M. Buss y D. P. Schmitt, "Sexual strategies theory: An evolutionary perspective on human mating", *Psychological Review,* 100, 1993, pp. 204-232; D. Singh, "Adaptive significance of waist-to-hip ratio and female physical attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology,* 65, 1993, pp. 293-307; D. Symons, *The evolution of human sexuality,* Oxford University Press, Nueva York, 1979; véase el capítulo v del presente libro.

[16] Por ejemplo, D. M. Buss, *Evolutionary psychology: The new science of the mind,* Pearson, Upper Saddle River, Nueva Jersey, 2004; S. Gaulin y D. McBurney, *Evolutionary psychology,* Pearson, Upper Saddle River, Nueva Jersey, 2004.

[17] S. Arnold y D. Duvall, "Animal mating systems: A synthesis based on selection theory", *The American Naturalist,* 143, 1994, pp. 317-348; E. Cunningham y T. Brickhead, "Sex roles and sexual selection", *Animal Behaviour,* 56, 1998, pp. 1311-1321.

[18] M. Borgerhoff Mulder, "Kipsigis bridewealth payments", en L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder y P. Turke (eds.), *Human reproductive behavior,* Cambridge University Press, Nueva York, 1988, pp. 65-82; K. Hill y A. M. Hurtado, *Aché life history: The ecology and demography of a foraging people,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1995.

manos frecuentemente se reproducen de forma monógama en relaciones sexuales de larga duración y el cuidado de los descendientes proviene de ambos padres, el número de descendientes que las hembras pueden producir dependerá de la edad a la que empiece la relación. El número de descendientes promedio esperado en el futuro en función de la edad se conoce como *valor reproductivo;* éste se reduce con mayor rapidez en mujeres que en hombres a partir de la década de los veinte. Hay numerosos estudios de preferencias de edad en la elección de parejas que muestran que los hombres prefieren a las mujeres que están cerca de la edad de valor reproductivo máximo.[19] Además, los hombres se enfocan en otras señales de juventud, como rasgos faciales juveniles.[20] Para los machos es importante seleccionar una pareja a largo plazo con un valor reproductivo alto; esto podría explicar por qué evolucionaron las señales sexuales femeninas que muestran rasgos juveniles y por qué evolucionó la selectividad masculina de estos rasgos.

El valor reproductivo femenino alcanza su nivel más alto antes de los 20 años de edad, pero la fertilidad se maximiza a una edad posterior.[21] En algunas sociedades humanas tradicionales, los años de mayor fertilidad son posteriores a los 20. Por ejemplo, lo más probable es que las mujeres aché, una sociedad cazadora-recolectora, darán a luz entre los 30 y 35 años de edad.[22] Hay investigaciones sobre la edad en la que las mujeres alcanzan su mayor fecundidad (la capacidad psicológica de tener hijos) que han mostrado que los índices de aborto natural están relacionados con el deterioro de la fecundidad femenina asociado con la edad.[23] El índice de aborto natural es más bajo después de los veinte años y continúa siendo muy bajo en los primeros años de la década de los treinta en mujeres que viven en sociedades industrializadas.[24]

Los hallazgos de las investigaciones sobre la fecundidad femenina y el valor reproductivo parecen indicar que la preferencia masculina por mujeres jóvenes (cercanas a la cumbre de su valor reproductivo) debe existir porque los hombres están adaptados para buscar mujeres jóvenes y luego monopolizar sus carreras

[19] D. Kenrick y R. Keefe, "Age preferences in mates reflect sex differences in reproductive strategies", *Behavioral and Brain Sciences,* 15, 1992, pp. 75-118; D. Waynforth y R. I. M. Dunbar, "Conditional mate choice strategies in humans: Evidence from 'lonely hearts' advertisements", *Behaviour,* 132, 1995, pp. 755-779.

[20] Por ejemplo, D. Jones y K. Hill, "Criteria of facial attractiveness in five populations", *Human Nature,* 4, 1993, pp. 271-296.

[21] K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 18.

[22] *Idem.*

[23] D. Holman, J. Wood y K. Campbell, "Age-dependent decline of female fecundity is caused by early fetal loss", en E. TeVelde, P. Pearson y F. Broekmans (eds.), *Female reproductive aging, Informa Healthcare Books,* Nueva York, 2000, pp. 123-143.

[24] A. Nybo Andersen, J. Wohlfahrt, P. Christens *et al.,* "Maternal age and fetal loss: Population-based register linkage study", *British Medical Journal,* 320, 2000, pp. 1708-1712.

reproductivas. En relaciones sexuales de corta duración, los hombres deberían en general, no ser selectivos de la edad de sus parejas sexuales potenciales siempre que estén entre los 20 y los 35 años de edad. Esto debería debilitar la selección sexual de rasgos juveniles en mujeres y debería provocar que en los grupos en los que se observan muchos divorcios se redujera la preferencia masculina por la juventud. Los hombres no deberían preferir la juventud cuando buscan parejas de corta duración; sin embargo, cuando se les ha preguntado cuál es su preferencia de edad en relaciones de distinta duración, sus respuestas hasta ahora no han sugerido que éste sea el caso.[25]

Al parecer, la selectividad de los hombres en cuanto a la apariencia física de sus parejas no se ha entendido del todo. La heterogamia y la gran inversión parental femenina subsecuente en humanos deberían provocar selectividad femenina; no debería resultar en el patrón de selectividad masculina que se ha documentado. Si los machos usan el atractivo físico como un indicador de la edad reproductiva de las mujeres, entonces esperaríamos observar preferencias divergentes por el valor reproductivo máximo en relaciones de larga duración y alta fecundidad en relaciones de corto plazo, pero esto no se ha verificado.

La subversión del patrón típico de señales masculinas y selectividad femenina se puede observar en especies con un nivel más alto de inversión parental masculina que de inversión parental femenina.[26] Aunque los humanos no muestran este patrón, es posible que la inversión parental masculina en los humanos sea lo suficientemente alta para producir selección sexual y selectividad en ambos sexos. Los machos humanos toman parte en la crianza de los descendientes en relaciones de larga duración. Los costos del cuidado parental masculino pudieron provocar la evolución de la selectividad masculina y las señales femeninas para atraer hombres que inviertan en los descendientes. La inversión parental masculina humana ocurre directamente por medio del cuidado de los infantes e indirectamente cuando los hombres proveen para la familia. Si el cuidado masculino directo ha afectado la selección sexual, deberíamos observar en las sociedades humanas un patrón de cuidado directo compartido entre madres y padres.

En las sociedades en las que se ha estudiado la asignación de tiempo, se ha observado que los machos son responsables de 5% del cuidado directo de infantes y niños pequeños.[27] Los machos desempeñan un papel más significativo en el

[25] B. Buunk, P. Dijkstra, D. Kenrick y A. Warntjes, "Age preferences for mates as related to gender, own age and involvement level", *Evolution and Human Behavior*, 22, 2001, pp. 241-250.

[26] Por ejemplo, véase L. W. Simmons, "Quantification of role reversal in relative parental investment in a bushcricket", *Nature*, 358, 1992, pp. 61-63.

[27] M. V. Flinn, "Paternal care in a Caribbean village", en B. S. Hewlett (ed.), *Father-child relations: Cultural and biosocial contexts*, Aldine de Gruyter, Nueva York, 1992, pp. 57-84; P. Griffin y M. Griffin, "Fathers and childcare among the Cagayan Agta", en B. S. Hewlett (ed.), *Father-child relations: Cultu-*

cuidado indirecto de los infantes por medio de la provisión. Algunos de los ejemplos más claros de la importancia de la provisión de los machos se pueden encontrar en estudios de los efectos de la ausencia del padre como consecuencia de la muerte o el divorcio. En poblaciones humanas sin acceso a un buen servicio médico, la ausencia del padre durante la crianza aumenta la mortalidad de niños e infantes casi al doble.[28] El divorcio disminuye la inversión financiera parental en los descendientes, aunque una madre puede remplazar parte de la inversión parental perdida si vuelve a casarse.[29]

La variación en la capacidad de los machos para proveer podría crear competencia entre las hembras para aparearse con el mejor proveedor potencial (véase cuadro IV.2). En los humanos, los hombres tienden a acumular recursos y a anunciarlos para atraer parejas, mientras que las mujeres buscan indicadores económicos o del potencial de los machos para acumular recursos.[30] La evidencia de investigaciones sobre las preferencias en cuanto a la elección de pareja no ha descrito la competencia entre hembras, sino el patrón convencional de competencia entre machos y la muestra de recursos con selectividad femenina. Los estudios de conductas competitivas también se han enfocado frecuentemente en la competencia entre machos porque éstos muestran una inversión parental menor y se benefician más que las mujeres al competir por el apareamiento. Aunque los hombres deberían estar más dispuestos a lastimarse físicamente como resultado de la competencia intersexual, también se puede competir por medio de tácticas no agresivas. Hay evidencia que sugiere que las mujeres muestran niveles más altos de conductas competitivas no agresivas que los hombres.[31]

Por ejemplo, Benenson y sus colegas hicieron un experimento diseñado para

ral and biosocial contexts, Aldine de Gruyter, Nueva York, 1992, pp. 297-320; R. Hames, "The allocation of parental care among the Ye'kwana", en L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder y P. Turke (eds.), *Human reproductive behaviour. A Darwinian perspective,* Cambridge University Press, Cambridge, 1988, pp. 237-251; P. Ivey, "Cooperative reproduction in Ituri forest hunter-gatherers: Who cares for Efe infants?", *Current Anthropology,* 41, 2000, pp. 856-866.

[28] A. Alam, S. Saha, A. Razzaque y J. van Ginneken, "The effect of divorce on infant mortality in a remote area of Bangladesh", *Journal of Biosocial Science,* 33, 2001, pp. 271-278; K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 18.

[29] K. G. Anderson, H. Kaplan y J. Lancaster, "Paternal care by genetic fathers and step-fathers I: Reports from Albuquerque men", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 405-431; K. G. Anderson, H. Kaplan, D. Lam y J. Lancaster, "Paternal care by genetic fathers and step-fathers II: Reports by Xhosa high school students", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 433-451.

[30] M. Borgerhoff Mulder, "Kipsigis women's preferences for wealthy men: Evidence for female choice in mammals", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 27, 1990, pp. 255-264; D. M. Buss, "Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 countries", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 1-49; D. Waynforth y R. I. M. Dunbar, *supra,* n. 19.

[31] A. Campbell, "Female competition: Causes, constrains, content, and contexts", *Journal of Sex Research,* 41, 2004, pp. 16-26.

observar el uso de alianzas exclusivistas en niños.[32] Las alianzas exclusivistas son alianzas sociales en las que dos o más individuos cooperan para excluir a otro individuo. En la investigación de Benenson, incrementar experimentalmente la escasez de un recurso ocasionó un uso mayor de alianzas exclusivistas en niñas que en niños para lograr el acceso al recurso. Estos resultados y otros de competencia no agresiva sugieren que la competencia entre hembras por los recursos es importante en humanos y por tanto la selección sexual opera tanto en las señales femeninas como en las masculinas. Como es común en la selección sexual de rasgos, hay características particulares de cada sexo (véase cuadro IV.2).

Algunas de las evidencias más sólidas que sugieren que las señales femeninas están sujetas a la selección sexual provienen del estudio del apareamiento a corto plazo y de la promiscuidad. Los experimentos de Bateman con moscas de la fruta (véase figura IV.1) indican que las hembras casi no encuentran beneficios al aparearse con más de un macho.[33] Sin embargo, si las hembras pueden incrementar su éxito reproductivo al aparearse con más de un macho entonces la competencia por parejas y la selección sexual aumentarán. Hay varias formas en las que el apareamiento múltiple femenino (aparearse con más de un macho) puede incrementar el éxito reproductivo: si el apareamiento múltiple incrementa la posibilidad de concebir en el ciclo menstrual, entonces el tiempo entre nacimientos podría disminuirse y el número de descendientes podría aumentar. Segundo, el apareamiento múltiple podría incrementar la calidad de los descendientes si una mujer puede atraer una pareja para una relación de corta duración con mejor material genético que su pareja a largo plazo, o puede fertilizar sus óvulos con un esperma de mayor calidad mediante la competencia de esperma en el tracto reproductivo.

Algunas de las evidencias que respaldan la idea de que la competencia de esperma y el apareamiento femenino múltiple son importantes en humanos proviene del estudio de Baker y Bellis que muestra que al controlar la disminución de esperma por masturbación, los hombres eyaculan un número mayor de espermas durante el sexo con su pareja cuando la pareja no se ha visto por un tiempo. Por lo tanto, el número de espermas parece ser manipulado de acuerdo con un indicador de riesgo de la infidelidad femenina (el tiempo separados). La forma del pene humano también constituye una herramienta efectiva para desplazar esperma que ya esté en el tracto reproductivo femenino.[34]

Las preferencias de elección de pareja en las mujeres también sugieren que

[32] J. Benenson, T. Atonellis, B. Cotton *et al.,* "Sex differences in children's formations of exclusionary alliances under scarce resource conditions", *Animal Behaviour,* 76, 2008, pp. 497-505.

[33] A. J. Bateman, *supra,* n. 6.

[34] G. Gallup, R. Burch, M. Zappieri *et al.,* "The human penis as a semen displacement device", *Evolution and Human Behavior,* 24, 2003, pp. 227-289.

el apareamiento múltiple femenino ha sido común en nuestro pasado evolutivo. Las mujeres muestran preferencias distintas en la elección de pareja en relaciones sexuales de corto y largo plazo y cuando están en la etapa fértil del ciclo menstrual (lo cual significa que los mecanismos psicológicos han evolucionado para optimizar los beneficios para la aptitud en el apareamiento a corto plazo). Las preferencias por un número de rasgos físicos masculinos (incluyendo masculinidad facial y musculatura) varían de acuerdo con la duración de relación sexual que se busca.[35]

Copia de elección de pareja en humanos

Si la copia de elección de pareja ocurre sólo en un sexo en humanos, entonces el sexo que copia probablemente es el sexo selectivo y el sexo que no copia es el sexo que ha evolucionado para mostrar señales seleccionadas sexualmente. Las primeras investigaciones sobre la copia de elección de pareja y procesos similares en humanos examinó la copia de elección de pareja en hembras, donde se midió el atractivo de los machos con un cónyuge o con señales que indicaran la capacidad de comprometerse.[36] Estas investigaciones mostraron que las mujeres sí usan las preferencias de otras mujeres para determinar qué tan atractivo es un hombre. La evidencia que indica que los hombres copian la elección de pareja no es tan clara. Little y sus colegas encontraron evidencia, pero una investigación más grande de Hill y Buss no encontró prueba y sugiere que los hombres no copian la elección de pareja porque representar a una mujer con otros hombres indica para el espectador que la certeza de paternidad de descendientes producidos sería baja.[37]

[35] D. L. Frederick y M. G. Haselton, "Why is muscularity sexy? Tests of the fitness indicator hypothesis", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 33, 2007, pp. 1167-1183; S. W. Gangestad y J. A. Simpson, *supra,* n. 1; V. S. Johnston, R. Hagel, M. Franklin *et al.,* "Male facial attractiveness: Evidence for hormone-mediated adaptive design", *Evolution and Human Behavior,* 22, pp. 251-267; D. Waynforth, S. Delwadia y M. Camm, "The influence of women's mating strategies on preference for masculine facial architecture", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 409-416.

[36] K. Eva y T. Wood, "Are all the taken men good? An indirect examination of mate-choice copying in humans", *Canadian Medical Association Journal,* 175, 2006, pp. 1573-1574; B. Jones, L. DeBruine, A. Little *et al.,* "Social transmission of face preferences among humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 247, 2007, pp. 899-903; T. Uller y L. Johansson, "Human mate choice and the wedding ring effect: Are married men more attractive?", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 267-276; D. Waynforth, "Mate-choice copying in humans", *Human Nature,* 18, 2007, pp. 264-271.

[37] A. Little, R. Burris, B. Jones *et al.,* "Social influence in human face preference: Men and women are influenced more for long-term than short-term attractiveness decisions", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 140-146; S. Hill y D. Buss, "The mere presence of opposite-sex others on judgments of sexual and romantic desirability: Opposite effects for men and women", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 34, 2008, pp. 635-647.

¿Qué rasgos humanos son señales seleccionadas sexualmente?

Aunque ninguno de los sexos muestra rasgos anatómicos exagerados seleccionados sexualmente, hay algunos rasgos que probablemente se seleccionaron sexualmente que se han estudiado durante las últimas décadas. Estos rasgos son el índice cintura-cadera, la simetría bilateral en cara y cuerpo y los indicadores de hormonas sexuales como el índice 2D:4D.[38] Las señales conductuales seleccionadas sexualmente en humanos podrían incluir muestras de capacidades físicas, de osadía y valentía.[39] El capítulo v ofrece una descripción detallada de los rasgos humanos que pudieron haber evolucionado por medio de la selección sexual, pero en este momento hablaré sobre algunos rasgos físicos, hormonales y conductuales para ilustrar la variedad de rasgos humanos que al parecer recibieron influencia de la selección sexual.

Una de las diferencias en apariencia más obvia entre los sexos es que en promedio los hombres son más altos que las mujeres. La diferencia de estatura promedio es universal entre los grupos humanos, a pesar de la influencia de la selección natural, que resulta en grandes diferencias de estatura entre grupos. Incluso sólo en África hay enormes diferencias de estatura entre las poblaciones humanas, de los aka y baka que son de estatura baja hasta los altos nuer y masai. Una investigación de Nettle indica que las mujeres que viven en condiciones industrializadas prefieren hombres más altos como parejas; los hombres altos tienen en promedio más parejas sexuales. La estatura de los machos muestra las primeras cuatro características comunes de los rasgos seleccionados sexualmente que se muestran en el cuadro iv.1: las diferencias entre sexos, la universalidad, la preferencia de apareamiento del sexo opuesto y el mayor éxito reproductivo para los que tienen el rasgo. También hay evidencia que sugiere que ser más alto tiene costos fisiológicos: en las mujeres la estatura no parece ser un rasgo seleccionado sexualmente y las mujeres más altas en Gran Bretaña tienen un éxito reproductivo menor que las de estatura promedio.[40]

[38] S. W. Gangestad, R. Thornhill y R. Yeo, "Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry", *Ethology and Sociobiology,* 15, 1994, pp. 73-85; J. T. Manning, D. Scutt, J. Wilson y D. Lewis-Jones, "The ratio of 2nd to 4th digit length: A predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen", *Human Reproduction,* 13, 1998, pp. 3000-3004; D. Singh, *supra,* n. 15.

[39] J. Diamond, *The third chimpanzee: The evolution and future of the human animal,* Hutchinson Radius, Londres, 1991; S. Kelly y R. I. M. Dunbar, "Who dares wins: Heroism versus altruism in female mate choice", *Human Nature,* 12, 2001, pp. 89-105.

[40] D. Nettle, "Height and reproductive success in a cohort of British men", *Human Nature,* 13, 2002, pp. 473-491.

Otro rasgo masculino que probablemente fue seleccionado sexualmente es la muestra de la hormona sexual testosterona. Tener altos niveles de testosterona es fisiológicamente costoso por sus efectos inmunosupresores.[41] Debido a lo anterior, es necesario explicar la producción de testosterona que sobrepasa el mínimo necesario para promover la libido y permitir las funciones reproductivas.[42] Folstad y Karter proponen que los rasgos masculinos producidos por la testosterona representan una señal de calidad fenotípica como las que discute Amotz Zahavi.[43] Los machos que muestran testosterona están señalando que pueden afrontar los altos costos fisiológicos. Las mujeres pueden evaluar la presencia de testosterona a largo plazo en los hombres porque esta hormona también estimula el desarrollo craneofacial. Entre sus efectos encontramos una mandíbula masculina, que es el resultado del crecimiento y ensanchamiento de la rama vertical. La investigación sobre la elección de pareja en humanos generalmente es congruente con la idea de que las mujeres usan indicadores faciales de testosterona para evaluar la calidad de los machos: las mujeres perciben las caras masculinas como más saludables y atractivas que las caras femeninas cuando se encuentran en el periodo fértil del ciclo menstrual.[44] Las mujeres que afirman preferir las relaciones sexuales de corto plazo también indican que las caras con mandíbulas más cuadradas les parecen más atractivas físicamente.[45] En las últimas décadas, un gran número de hombres jóvenes han empezado a usar esteroides anabólicos, incluyendo la testosterona, para aumentar su atractivo físico en lugar de desarrollar su masa muscular para competencias deportivas.[46]

[41] Véase Al-Afaleq y A. Homeida, "Effects of low doses of oestradiol, testosterone, and dihydrotestosterone on the immune response of broiler chicks", *Immunopharmacology and Immunotoxicology,* 20, 1998, pp. 315-327; N. Kanda, T. Tsuchida y K. Tamaki, "Testosterone inhibits immunoglobulin production by human peripheral blood mononuclear cells", *Clinical and Experimental Immunology,* 106, 1996, pp. 410-415.

[42] Véase R. Bribiescas, "Reproductive ecology and life history of the human male", *Yearbook of Physical Anthropology,* 44, 2001, pp. 148-176.

[43] I. Folstad y A. Karter, "Parasites bright males and the immunocompetence handicap", *American Naturalist,* 139, 1992, pp. 603-622.

[44] G. Rhodes, J. Chan, L. Zebrowitz y L. Simmons, "Does sexual dimorphism in human faces signal health?", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. S93-S95.

[45] D. Waynforth *et al., supra,* n. 35.

[46] Véase A. M. Wroblewska, "Androgenic-anabolic steroids and body dysmorphia in young men", *Journal of Psychosomatic Research,* 42, 1997, pp. 225-234; las referencias que ahí se enlistan.

Selección sexual y diferencias entre individuos del mismo sexo

En las secciones anteriores examinamos cómo la evolución le ha dado forma a aspectos de señales de apareamiento que resultan en las diferencias entre los sexos y entre especies. Los individuos del mismo sexo y especie también pueden diferir entre ellos en cuanto a su conducta de apareamiento y fisiología, y la selección sexual es la base de las diferencias entre los individuos del mismo sexo, así como la base de las diferencias entre los sexos. Mencioné cerca del principio del capítulo que en algunas especies la selección sexual ha provocado diferencias anatómicas tan grandes entre los machos y las hembras que los primeros naturalistas originalmente pensaron que algunos machos y hembras de la misma especie pertenecían a especies distintas. La selección sexual también puede provocar grandes diferencias anatómicas entre individuos del mismo sexo aunque, repito, los humanos nunca mostraron grandes diferencias evolutivas entre individuos del mismo sexo: todos los machos y todas las hembras son en general similares entre ellos y ellas. Esta sección estudia la selección sexual y las diferencias entre individuos en la adquisición de tácticas de apareamiento, la decisión de quedarse con una pareja o dejar la relación y si un individuo debería buscar relaciones sexuales de corta o larga duración.

Tácticas alternativas de apareamiento

Todos los pavos reales tienen elaborados plumajes, pero en muchas otras especies observamos diversidad en las tácticas de adquisición de pareja. Por ejemplo, como numerosas especies de peces, entre los salmones coho *(Oncorhynchus kisutch)* encontramos dos formas físicas que representan trayectorias distintas de historia de vida. Algunos coho machos desarrollan grandes mandíbulas en forma de gancho y grandes dientes que usan en el combate por el acceso a las hembras. Otros machos son muy pequeños, no desarrollan características sexuales secundarias e intentan fertilizar los nidos de huevos escabulléndose sigilosamente detrás de rocas u otros escondites.[47] Los dos tipos de machos parecen tener aproximadamente el mismo éxito reproductivo y posiblemente representan alternativas genéticas.[48]

[47] M. Gross, "Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes", en G. Potts y R. Wooton (eds.), *Fish reproduction: Strategies and tactics,* Academic Press, Londres, 1984, pp. 55-75.

[48] M. Gross, "Disruptive selection for alternative life histories in salmon", *Nature,* 313, 1985, pp. 47-48.

Al parecer, los machos de las moscas escorpión *(mecoptera)* tienen tres tácticas de apareamiento: defender a un insecto muerto para atraer una hembra; producir un regalo nupcial salival para la hembra o violar a la hembra.[49] Estas tácticas no tienen el mismo éxito reproductivo y el uso de la táctica más exitosa (la presentación de comida) usualmente sólo se observa en los machos más grandes.[50] Las tácticas alternativas de apareamiento también se han identificado en primates no humanos. Los babuinos machos del género *Papio* prefieren una táctica competitiva basada en la dominación o forman una "amistad especial" con hembras.[51] La elección de táctica parece estar asociada con la edad y la capacidad física; las amistades especiales representan un éxito reproductivo bajo común en machos más viejos y menos dominantes.[52]

Las tácticas de apareamiento usualmente se separan en distintas categorías en el campo de la ecología conductual. Usualmente son llamadas *condicionales* si no son simplemente el resultado de diferencias genéticas entre individuos. Las tácticas condicionales usualmente son el resultado de diferencias en la capacidad competitiva, donde los individuos con grandes capacidades competitivas obtienen la mayor aptitud biológica (su representación genética en generaciones futuras) por medio de una táctica específica que usualmente evita la competencia directa con otros machos. Estas tácticas se conocen como *tácticas dependientes del estatus*.[53] No todas las tácticas condicionales están basadas en las diferencias en la habilidad de competir exitosamente por una pareja pues la evolución debería favorecer la adopción de tácticas que mejor encajen con los rasgos o fortalezas particulares de cada individuo, así como lo que las parejas en potencia buscan en un contexto particular. Es probable que esta flexibilidad evolucione siempre y cuando los costos de tener tácticas alternativas de apareamiento y la capacidad de elegir qué táctica es la más efectiva de acuerdo con la situación no sean mayores que las ventajas.

[49] A. R. Thornhill, "Male and female sexual selection and the evolution of mating systems in insects", en M. Blum y N. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects,* Academic Press, Nueva York, 1979, pp. 81-121.

[50] R. Thornhill, "*Panorpa (mecoptera: Panorpidae)* scorpionflies: Systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts", *Annual Review of Ecology and Systematics,* 12, 1981, pp. 355-386.

[51] C. Packer, "Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis", Animal Behavior,* 27, 1979, pp. 37-45.

[52] J. Altman, S. Altman y G. Hausfater, "Determinants of reproductive success in savannah baboons *(Papio cynocephalus)*", en T. Clutton-Brock (ed.), *Reproductive success,* Chicago University Press, Chicago, 1986, pp. 403-418; B. Smuts, *Sex and friendship in baboons,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1985.

[53] M. Gross, "Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes", *Trends in Ecology and Evolution,* 11, 1996, pp. 92-98.

¿Los humanos usan tácticas alternativas de apareamiento?
Si es así, ¿cuáles son?

Hay relativamente pocas investigaciones sobre las tácticas de apareamiento humanas desde la perspectiva de la ecología conductual, excepto en el caso de la violación y la coerción sexual (véase recuadro IV.1). Thornhill y Thornhill proponen que la violación en humanos es una táctica condicional dependiente de estatus que usan los hombres que no tienen los rasgos preferidos por las mujeres en la elección de pareja. Resulta congruente que la violación se observe con mayor frecuencia en hombres de estatus socioeconómico bajo.[54] Sin embargo, otras investigaciones indican que los hombres que coaccionan a sus parejas tienen más parejas sexuales a lo largo de sus vidas, lo cual no indica una dependencia del estatus.[55] Otra posibilidad es que la coerción sexual ocurre como un rasgo determinado genéticamente o por medio de la interacción entre el gen y el entorno. Si éste es el caso, la violación en el caso de los humanos podría ser muy similar a la táctica de los salmones coho pequeños que se escabullen y ocultan, en la que una porción de los machos que adopta la táctica se estabiliza a cierto nivel dependiendo de los beneficios reproductivos y la proporción de machos que adoptan cada una de las tácticas alternativas. Siguen surgiendo investigaciones que estudian la evolución de la violación y de la coerción sexual como una táctica de apareamiento humana pero, hasta ahora, ninguna ha arrojado evidencia definitiva de los procesos evolutivos subyacentes involucrados.[56]

Entre las tácticas masculinas de apareamiento suponemos que algunas tácticas exitosas, distintas de la coerción sexual o de la violación, deben estar sujetas a la elección de las mujeres y pueden evolucionar si la aptitud es optimizada en algunos machos especializados en ofrecer o mostrar una habilidad en particular. Debido a que la variedad de tácticas debe estar limitada por lo que las mujeres requieren para reproducirse exitosamente, hay dos cosas que las mujeres pueden obtener de los hombres además de "genes de calidad": recursos materiales para mantener a sus descendientes y la inversión parental directa en infantes y niños. Es probable que estas características sean necesarias durante mucho tiempo, por lo que las mujeres deberían buscar pistas que indiquen que un hombre permanecerá en la relación.

Posiblemente la táctica alternativa de apareamiento sería ofrecer niveles más

[54] A. R. Thornhill y N. Thornhill, "Human rape: An evolutionary analysis", *Ethology and Sociobiology*, 4, 1983, pp. 137-173; A. R. Thornhill y C. Palmer, *A natural history of rape: Biological bases of sexual coercion*, MIT Press, Cambridge, 2000.

[55] N. Malamuth, M. Huppin y B. Paul, "Sexual coercion", en D. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology*, John Wiley & Sons, Hoboken, Nueva Jersey, 2005, pp. 394-418.

[56] Véase P. Gladden, M. Sisco y J. Figueredo, "Sexual coercion and life-history strategy", *Evolution and Human Behaviour*, 29, 2008, pp. 319-326.

RECUADRO IV.1. EL USO DE LA TEORÍA EVOLUTIVA PARA ENTENDER POR QUÉ LOS HOMBRES VIOLAN

Esta teoría ha provocado polémica. En las ciencias sociales se ha pensado que la violación no es en principio un crimen sexual, sino una práctica que usan los hombres para reafirmar su dominio.[a] Uno de los problemas de este punto de vista es que la violación ocurre en un gran número de especies sin sistemas sociales que incluyan poder masculino o dominación social comparable con las sociedades humanas. Además, los machos de algunas especies han evolucionado estructuras que sólo usan en la violación.[b] En otras especies parecería que la morfología del pene evolucionó para permitir el sexo sin el consentimiento de las hembras; las hembras también han evolucionado estrategias para defenderse. Estas estrategias incluyen vaginas complejas en las que el esperma de machos no deseados se puede dirigir a sacos que son como callejones sin salida.[c]

[a] S. Brownmiller, *Against our will: Men, women and rape,* Simon y Schuster, Nueva York, 1975.

[b] A. R. Thornhill, "Male and female sexual selection and the evolution of mating systems in insects", en M. Blum y N. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects,* Academic Press, Nueva York, 1979, pp. 81-121.

[c] P. Brennan, R. Prum, K. McCracken *et al.,* "Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl", *PLoS One,* 2, e418, doi: 10.1371/journal.pone.0000418, 2007.

Algunas de las teorías evolutivas de la violación humana (que no son mutuamente excluyentes):

- La violación es una táctica dependiente de estatus que usan los hombres que no tienen los rasgos necesarios para resultar atractivos a las mujeres. A. R. Thornhill y N. Thornhill, "Human rape: An evolutionary analysis", *Ethology and Sociobiology,* 4, 1983, pp. 137-173.
- La violación es una estrategia dependiente del entorno que se puede detonar cuando el macho encuentra a una hembra en una situación vulnerable. A. R. Thornhill y C. Palmer, *A natural history of rape: Biological bases of sexual coercion,* MIT Press, Cambridge, 2000.
- La violación es un subproducto de procesos evolutivos que resultaron en la evolución del gran tamaño corporal y mayor agresión característicos de los machos en comparación con las mujeres. D. Symons, *The evolution of human sexuality,* Oxford University Press, Nueva York, 1979.
- La violación dentro del matrimonio o de una relación es una táctica evolucionada de competencia de esperma usada cuando los hombres sospechan que sus parejas son infieles y no están dispuestas a tener relaciones. A. R. Thornhill y C. Palmer, *A natural history of rape: Biological bases of sexual coercion,* MIT Press, Cambridge, 2000.

altos de compromiso paterno que otros machos en la población. Debido a que ofrecer un compromiso paterno alto conlleva costos, los hombres que ofrecen altos niveles de compromiso paterno podrían ser los menos atractivos para las mujeres (es decir, ofrecer altos niveles de compromiso paterno puede depender del estatus). Simpson y sus colegas encontraron que los hombres muestran conductas características de un "buen tipo" *(nice guy)* alrededor de parejas potenciales, aunque no encontraron evidencia directa que sugiera dependencia del estatus; en su investigación la asimetría se usó como medida de la calidad genética masculina.[57] Los hombres que usaron tácticas características de un buen tipo en sus interacciones verbales con mujeres no eran menos simétricos que los hombres que no mostraban estas tácticas.

Es posible que las tácticas características de un buen tipo en el apareamiento tengan poca relación con la inversión parental y marital; estas tácticas podrían

[57] A. Simpson, S. Gangestad, P. Christensen y K. Leck, "Fluctuating asymmetry, sociosexuality, and intrasexual competitive tactics", *Journal of Personality and Social Psychology,* 76, 1999, pp. 159-172.

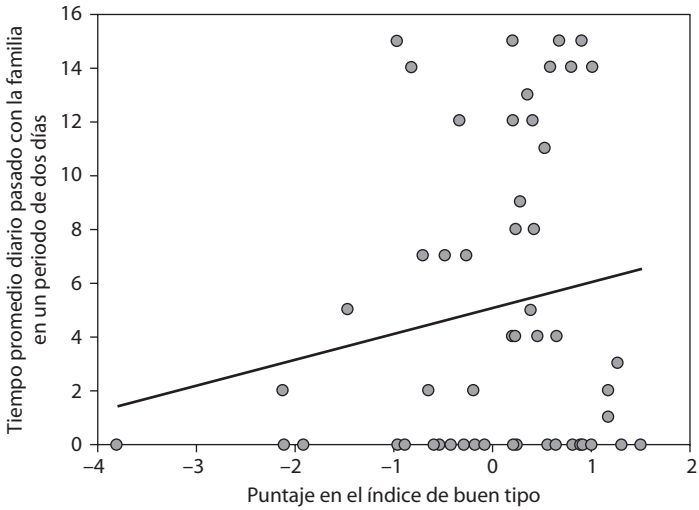


Figura iv.2. *¿Los hombres que se piensan como buenos tipos genuinamente son hombres que invierten más tiempo con su pareja y familia?*

El análisis de los datos de una muestra de hombres en entornos rurales en Belice mostró que los hombres que registraron una variedad de conductas características de un buen tipo en un cuestionario, incluyendo atención a las necesidades de su pareja y compromiso con el cuidado de los hijos, pasaron la mayor parte de su tiempo libre con sus esposas y familias inmediatas (incluyendo sus padres, hermanos, esposa e hijos), aunque casi la mitad de los hombres de la muestra no pasaron tiempo con su familia por elección. Los datos de asignación de tiempo se recopilaron por bloques de una hora durante dos días en los que los hombres trabajaron poco o nada ($n = 56$, regresión de Poisson, $R^2 = 13.98$, $p = 0.0002$). La línea que se muestra en la gráfica es una recta de regresión por mínimos cuadros. Para métodos detallados, véase D. Waynforth, "Differences in time-use for mating and nepotistic effort as a function of male attractiveness in rural Belize", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 19-28; D. Waynforth, "Fluctuating asymmetry and alternative mating tactics in men: Are nice guys simply losers in the competition for mates?", en T. Akazawa y K. Aoki (eds.), *Mate choice and marital patterns in modern and prehistoric societies,* Nichibunken Press, Kioto, 2002, pp. 126-140.

ser engañosas y se podrían emplear sólo para acceder al apareamiento; yo experimenté con esta posibilidad usando una muestra de hombres en entornos rurales en Belice.[58] Los hombres contestaron un cuestionario verbal en el que se incluyeron preguntas sobre su disposición a invertir directamente en descendientes y esforzarse por cuidar a su esposa o novia. Los hombres con altos puntajes en esta medida de uso de tácticas características de un buen tipo dijeron tener menos parejas sexuales y pasar más tiempo con su familia en encuestas de asignación de tiempo (véase figura iv.2). Por lo tanto, en esta muestra, el uso de conductas características de un buen tipo al parecer era honesto. Así como Simpson y sus colegas, yo encontré que los buenos tipos no tuvieron una asimetría bilate-

[58] D. Waynforth, "Fluctuating asymmetry and alternative mating tactics in men: Are nice guys simply losers in the competition for mates?", en T. Akazawa y K. Aoki (eds.), *Mate choice and marital patterns in modern and prehistoric societies,* Nichibunken Press, Kioto, 2002, pp. 126-140.

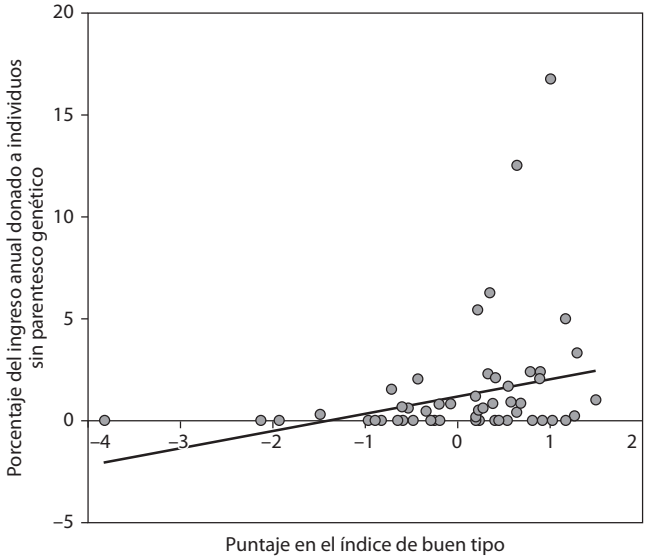


Figura iv.3. *Los hombres que se piensan como buenos tipos en el contexto del apareamiento y la crianza de los hijos parecen ser más generosos en otros contextos.*

En la misma muestra de 56 hombres beliceños, los puntajes en el índice de buen tipo mantuvieron una relación significativa con el porcentaje de ingresos que donaron en el año previo a la recolección de datos ($R^2 = 0.09$, $t = 2.22$, $p = 0.03$). La línea que se muestra en la gráfica es una recta de regresión por mínimos cuadros. Las razones que se dieron para las donaciones fueron variables. Algunas de las cantidades más grandes fueron donadas para un miembro de la comunidad que necesitaba reparar su vehículo, mientras que las cantidades más pequeñas se otorgaron a parejas recién casadas. Ninguna de las donaciones se otorgó como préstamo.

ral más baja y sus caras no fueron catalogadas como menos atractivas.[59] Se observó que las tendencias de simetría y atractivo facial y tácticas de buenos tipos tenían la dirección opuesta de lo que se esperaba en relación con la dependencia de estatus. Estos hallazgos no son sorprendentes si en lugar de pensar en la táctica de buen tipo como una táctica alternativa de apareamiento, la pensamos como una señal honesta de lo opuesto: de una gran calidad genética. Miller propone que la conducta moralmente virtuosa, que incluye las tácticas características de buen tipo que hemos discutido en este capítulo, muestra un número de características seleccionadas sexualmente.[60] Como las tácticas de buen tipo son costosas, entonces sólo los individuos con una gran calidad genética pueden mostrar conductas virtuosas. Además, cada vez hay más evidencia que indica que las mujeres prefieren tipos buenos cuando buscan relaciones de larga duración y que indica también que la selección sexual por medio de la selección por

[59] J. A. Simpson *et al., supra,* n. 57.

[60] G. Miller, "Sexual selection for moral virtues", *Quarterly Review of Biology,* 82, 2007, pp. 97-125.

parte de las mujeres tiene un efecto en la muestra de conductas características de un buen tipo.[61]

Si ser un buen tipo es un rasgo seleccionado sexualmente como los que describe Zahavi, entonces, desde la perspectiva femenina, los beneficios de la alta calidad genética de los descendientes producidos en la relación, en promedio, deben exceder cualquier costo de estar en una relación con un buen tipo. Los costos pueden incluir menos recursos si el hombre es un buen tipo en general en la comunidad. Mis datos de Belice sugieren que los hombres que se consideran buenos tipos en el contexto de apareamiento y de la crianza de los hijos también son buenos tipos en otros contextos; los hombres con altos puntajes en el índice de buenos tipos también donaron mucho más dinero como ayuda financiera para los miembros necesitados de su comunidad (véase figura IV.3). Además del hecho de que las mujeres, al elegir los beneficios genéticos de aparearse con tipos buenos, pierden recursos como resultado de generosidad que no es recíproca, es probable que la selección sexual por sí misma no pueda explicar la evolución de conductas características de un buen tipo, porque el beneficio reproductivo de ser un buen tipo está potencialmente relacionado con conductas cooperativas.

Hay otras conductas que probablemente son más comunes en machos y muestran variabilidad intersexual como el uso de humor y el correr riesgos. Miller propone que como la habilidad de ser humoroso requiere de un alto nivel de capacidad cognitiva, el humor actúa como una señal de una alta calidad fenotípica.[62] Los hombres frecuentemente usan el humor más que las mujeres, en particular en contextos en los que los hombres probablemente intentarían buscar pareja.[63] La hipótesis de Miller es que el humor es una táctica de apareamiento que sólo los machos de gran calidad pueden usar efectivamente y debería resultar atractiva para las mujeres en tanto que señala la calidad genética del macho. Bressler y Balshine muestran que las mujeres en su estudio informaron que las caras acompañadas por comentarios autobiográficos humorísticos les parecían más atractivas que las caras presentadas con comentarios menos graciosos, aunque aún no es claro si este efecto en la elección de pareja se limita a la preferencia femenina por el humor. En un estudio similar, McGee y Shevlin indicaron que los hombres muestran una preferencia más notoria por el humor en las mujeres que las mujeres por el humor en los hombres.[64]

[61] Por ejemplo, véase G. Urbaniak y P. Kilmann, "Physical attractiveness and the nice guy paradox: Do nice guys really finish last?", *Sex Roles*, 49, 2003, pp. 413-426.

[62] G. Miller, "How mate choice shaped human nature: A review of sexual selection and human evolution", en C. Crawford y D. Krebs (eds.), *Handbook of evolutionary psychology: Ideas, issues, and applications*, Lawrence Erlbaum Associates, Hoboken, Nueva Jersey, 1998, pp. 87-129.

[63] E. Bressler y S. Balshine, "The influence of humor on desirability", *Evolution and Human Behavior*, 27, 2006, pp. 29-39.

[64] *Idem.*

Debido al énfasis en la selección sexual en machos, las tácticas alternativas de apareamiento femeninas no se han estudiado directamente en el campo de la elección de pareja en humanos, aunque la alianza exclusivista entre mujeres puede clasificarse como una táctica alternativa de apareamiento.[65] Es interesante señalar que la capacidad materna no parece ser importante para los hombres en la elección de pareja. La capacidad de ser maternal sería probablemente una táctica de apareamiento femenina porque los efectos de la variación de cuidado materno en el resultado de los descendientes son importantes. Es posible que las mujeres no ofrezcan habilidades maternas como una táctica de apareamiento si los hombres operan asumiendo que al seleccionar parejas atractivas, están seleccionando mujeres con buenos genes y un presupuesto energético mayor para la reproducción y la inversión maternal.

La mayoría absoluta de las investigaciones sobre las tácticas de apareamiento humanas no parten de la perspectiva de la ecología conductual, sino de la psicología social, diferencial y de la personalidad. Estos trabajos tienen la desventaja de no haberse desarrollado inicialmente desde la perspectiva de la teoría evolutiva; sin embargo, son muy útiles para entender las tácticas de apareamiento desde la perspectiva de la teoría evolutiva. Hay evidencia sólida que indica que los rasgos de la personalidad reciben influencia de la genética,[66] y los psicólogos han empezado a estudiar la importancia adaptativa de los rasgos de la personalidad, como la extraversión y la apertura a la experiencia.[67]

Por ejemplo, los individuos extrovertidos tienen un número mayor de parejas sexuales a lo largo de sus vidas. Esto sugiere que la extraversión es un rasgo de la personalidad ligado a un esfuerzo mayor por aparearse. La extraversión en parte se define como la búsqueda de experiencias nuevas y como un deseo por la estimulación social, que pueden ser tácticas conductuales complementarias para el gran esfuerzo de apareamiento. Sin embargo, así como las tácticas características de un buen tipo, la extraversión contribuye a la aptitud individual de numerosas formas simultáneas y es poco probable que tenga un efecto simple en el apareamiento.[68]

El entendimiento de las tácticas alternativas de apareamiento humanas des-

[65] A. Campbell, *supra,* n. 31.

[66] T. Bouchard y J. Loehlin, "Genes, evolution, and personality", *Behavior Genetics,* 31, 2001, pp. 243-273; D. M. Buss y H. Greiling, "Adaptive individual differences", *Journal of Personality,* 67, 1999, pp. 209-243; véase capítulo VIII del presente libro.

[67] Por ejemplo, V. Egan y S. Angus, "Is social dominance a sex specific strategy for infidelity?", *Personality and Individual Differences,* 36, 2004, pp. 575-586; D. Linton y N. Wiener, "Personality and potential conceptions: Mating success in a modern Western male sample", *Personality and Individual Differences,* 31, 2001, pp. 675-688.

[68] D. Nettle, "An evolutionary approach to the extraversion continuum", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 363-373.

de la perspectiva evolutiva no se ha desarrollado del todo. Es posible que no haya habido mucha presión selectiva en las tácticas alternativas de apareamiento en nuestra especie porque en ambos sexos podemos observar la evolución de la selectividad y de los rasgos seleccionados sexualmente. Si sólo un sexo es selectivo (usualmente las hembras) y el otro sexo tiene rasgos seleccionados sexualmente (usualmente machos), entonces una táctica alternativa de apareamiento, como la táctica de los pequeños salmones coho, le permite cierto éxito a los machos que no serían elegidos como parejas por sus características seleccionadas sexualmente. Si ambos sexos son selectivos y poseen rasgos elegidos sexualmente que indican calidad genética, entonces la posibilidad de elegir pareja con base en la calidad es posible para ambos sexos. Los individuos que no son atractivos pueden aparearse con otros individuos no atractivos en lugar de evitar reproducirse; así se debilita la presión positiva de selección en las tácticas de apareamiento alternativas cuando aparecen mutaciones de las tácticas.

Asignación de tiempo

En la sección anterior hablé sobre la variación de las tácticas de apareamiento, pero además de la especialización táctica, los individuos varían en cuanto al tiempo que usan para buscar nuevas oportunidades de apareamiento y el tiempo que invierten en la pareja actual. Los psicólogos evolucionistas han dicho que esta decisión depende de las estrategias de apareamiento a corto o largo plazo, en las que la preferencia de pareja se ajusta de acuerdo con el tipo de relación buscada.

La evolución debería resultar en la óptima asignación de tiempo en el contexto del apareamiento. Por ejemplo, los individuos deberían sentir un rechazo por invertir en una relación sexual actual cuando los beneficios para la aptitud son menores a los de buscar una relación nueva. Esta lógica se ha aplicado a la variación intersexual del esfuerzo masculino por reproducirse, en donde los hombres que tienen un beneficio mayor porque son más atractivos, invierten más tiempo y esfuerzo en buscar nuevas parejas.[69] Aunque en estas investigaciones los hombres atractivos invirtieron más tiempo en buscar parejas, la predicción no tomó en cuenta la posibilidad de que los hombres atractivos no sólo tienen un mayor éxito en su esfuerzo por reproducirse, sino en otras actividades.

[69] C. Apicella y F. Marlowe, "Men's reproductive investment decisions: Mating, parenting and self-perceived mate value", *Human Nature,* 18, 2007, pp. 22-34; F. Marlowe, "Male care and mating effort among Hadza foragers", *Biological Ecology and Sociobiology,* 46, 1999, pp. 57-64; D. Waynforth, "Differences in time-use for mating and nepotistic effort as a function of male attractiveness in rural Belize", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 19-28.

Por ejemplo, los hombres atractivos (que además son de gran calidad genética) pueden generar beneficios mayores al recolectar, producir ingresos o al invertir en sus hijos. Si éste es el caso, entonces no queda claro por qué los hombres atractivos deberían invertir más tiempo en buscar pareja. Con el uso de un modelo simple de *elección del área de recolección,* es posible entender mejor por qué los hombres atractivos deberían invertir más tiempo en buscar pareja y tienen relaciones más cortas. Los modelos de elección de área originalmente se desarrollaron para entender cuándo los recolectores deberían moverse de área para seguir recolectando. Están basados en el teorema del valor marginal y se pueden usar en el estudio de la asignación de tiempo en muchas actividades que influencian la aptitud reproductiva.[70] El recuadro IV.2 muestra un modelo para predecir la duración óptima de la relación de un hombre. El modelo sugiere que los cortos periodos de búsqueda de nuevas parejas sexuales pueden ser la clave para entender por qué se observa que los hombres atractivos invierten más tiempo en buscar pareja. Esto se debe a que el modelo predice relaciones más cortas para hombres atractivos.

El recuadro IV.2 es demasiado simplista y no logra capturar todas las variables involucradas en las decisiones de la estrategia de apareamiento; por ejemplo, no sabemos cuál es el retorno de la inversión en una relación y el modelo asume que los hombres tienen relaciones sexuales secuenciales en lugar de tener varias simultáneamente. Las estrategias de apareamiento de las mujeres requieren de otro modelo pues el tiempo de búsqueda para empezar una nueva relación sexual probablemente no sea un problema adaptativo para las hembras. El principio de Bateman nos llevaría a predecir que el retorno de la inversión en relaciones para las hembras frecuentemente se reducirá con menos rapidez que el retorno para los machos después de la concepción. Una táctica femenina para evitar el abandono en este punto de la relación sería manipular el tiempo de búsqueda del macho al alargar el tiempo entre el primer encuentro y la relación sexual.

La optimación usualmente está gobernada por límites y concesiones. Considerando la ley de la conservación de la energía de la física, el principio de asignación indica que el cuerpo no puede asignar la energía a una tarea y posteriormente usar la misma energía para otro propósito. Un resultado de esto es que todos los organismos tengan que asignar energía a distintas áreas; por ejemplo, tienen que elegir entre reproducción y crecimiento y entre el número de descendientes y su tamaño.[71] Estas decisiones *(trade-offs)* son fundamentales para la teoría de historia de vida, que predice que las presiones de selección favorecerán la

[70] E. Charnov, "Optimal foraging: The marginal value theorem", *Theoretical Population Biology,* 9, 1976, pp. 129-136.

[71] S. Stearns, *The evolution of life histories,* Oxford University Press, Oxford, 1992.

asignación óptima de energía entre las demandas competitivas o actividades que aumenten la aptitud.

La teoría de historia de vida se ha usado para entender la elección de estrategias de apareamiento óptimas en humanos. Una concesión que parece ser importante en la toma de decisiones es la que sucede al elegir entre la reproducción actual y la futura: la energía que se invierte directamente en la reproducción en el presente es energía que se sustrae de la posibilidad futura de reproducirse. En entornos con altos o impredecibles índices de mortalidad, se prefiere la inversión en la reproducción presente en lugar de crear un presupuesto energético o mejores condiciones para la reproducción futura. La mortalidad impredecible puede reducir los beneficios de un esfuerzo parental alto, pues la aptitud es menor para los individuos que invierten mucha energía en cada descendiente si de cualquier forma el descendiente tiene un alto riesgo de morir. En estas condiciones lo óptimo es reproducirse rápidamente y a una edad temprana e invertir menos en cada descendiente.

Hay evidencia experimental que indica que los animales han desarrollado la flexibilidad fenotípica necesaria para ajustar su reproducción de acuerdo con los riesgos ambientales. Por ejemplo, en *Daphnia,* cuando se percibe el olor de depredadores en el agua, la edad de la primera reproducción es menor y se produce un mayor número de descendientes más pequeños.[72] Chisholm señala que el intercambio *(trade-off)* entre reproducción actual o futura y entre cantidad o calidad de descendientes puede explicar los patrones de madurez sexual y reproducción que se observan en humanos.[73] Los entornos impredecibles humanos incluyen aquellos con altos niveles de estrés familiar, problemas maritales, divorcio y segmentos de la sociedad con riesgos mayores o índices de mortalidad más altos. Cuando se cumplen estas condiciones, los humanos adelantan su madurez sexual y su actividad sexual y frecuentemente tienen relaciones sexuales de corta duración.[74] En términos del modelo de estrategias reproductivas del recuadro IV.2, la mortalidad impredecible reduce el retorno de la inversión en relaciones sexuales de larga duración y los individuos deberían tener, por lo tanto, un número mayor de relaciones sexuales cortas.

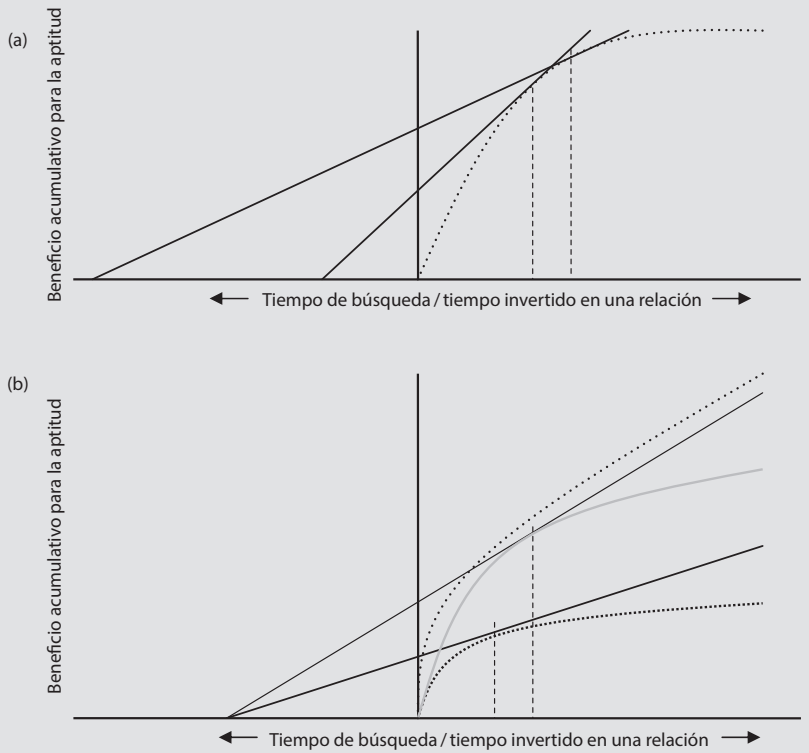
[72] H. Stibor, "Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran", *Oecologia,* 92, 1992, pp. 162-165.

[73] J. Chisholm, "Death, hope and sex: Life history theory and the development of reproductive strategies", *Current Anthropology,* 34, 1993, pp. 1-24; J. Chisholm, J. Quinlivan, R. Peterson y D. Coall, "Early stress predicts age at menarche and first birth, adult attachment and expected lifespan", *Human Nature,* 16, 2005, pp. 233-265.

[74] Véase J. Chisholm *et al., supra,* n. 73.

RECUADRO IV.2. UNA GRÁFICA, BASADA EN EL ÁREA DE RECOLECCIÓN ÓPTIMA, QUE EXPLICA QUÉ TAN LARGAS DEBERÍAN SER LAS RELACIONES SEXUALES DE LOS INDIVIDUOS

El tiempo de búsqueda es el tiempo que un individuo usa para encontrar una pareja sexual e iniciar una relación sexual. Conforme aumenta la inversión de tiempo en una relación, disminuye la aptitud: se entiende que una vez que se ha concebido y que los descendientes han recibido cuidado parental, disminuye gradualmente la aptitud que se genera al quedarse con la pareja. La aptitud se maximiza al optimizar la pendiente de la curva de rendimiento. En el caso de un tipo de búsqueda dado, la pendiente se maximiza en el punto donde la pendiente de la curva de rendimiento (la curva punteada) es igual a la pendiente de la línea negra que muestra el tiempo de búsqueda que el individuo prevé que tardará en acceder a una nueva relación sexual. El tiempo invertido ideal para distintos tiempos de espera se muestra con líneas punteadas.



En *(a)* el modelo sugiere que si el tiempo de búsqueda para encontrar una nueva pareja es muy alto, entonces el individuo debería pasar más tiempo con una sola pareja. La variación en la relación entre rendimiento y el tiempo invertido se muestra en *(b)* y resultará en diferentes duraciones de relaciones óptimas, desde duraciones muy cortas (que podrían ocurrir, por ejemplo, cuando los rendimientos de la inversión parental son bajos), a la monogamia (la línea gris), donde los rendimientos de la inversión no disminuyen lo suficiente para que buscar una nueva pareja sea conveniente. El tiempo de espera acusara influencia de factores como el atractivo físico del buscador y el índice de masculinidad de individuos en edad de procrear en la población. El beneficio que puede generar una relación a la aptitud de un individuo probablemente está sujeto al atractivo físico de la pareja, a sus capacidades parentales, a la certeza de que la relación producirá descendientes (para machos), los costos de quedarse con una pareja y los efectos de la inversión parental en la supervivencia y calidad de los descendientes.

Conclusión

Los investigadores que estudian la psicología de apareamiento humano han usado la teoría de la selección sexual para explicar numerosas diferencias entre los sexos en cuanto al apareamiento. El principio de Bateman fue la base de muchas predicciones sobre las señales masculinas y la selectividad femenina en el contexto de la elección de pareja. Sin embargo, investigaciones subsecuentes, en particular las que se han hecho en otras especies, revelaron razones teóricas y evidencia que indica que las señales y la selección evolucionan en ambos sexos. Una consecuencia es que el estudio de las diferencias entre los sexos en el apareamiento humano puede no ser tan útil para el estudio de la selección sexual en humanos como los psicólogos evolucionistas habían pensado porque frecuentemente no hay predicciones teóricas claras: ambos sexos deberían ser selectivos y ambos tuvieron razones para evolucionar rasgos seleccionados sexualmente.

Cabe aclarar que no todas las investigaciones sobre la selección sexual en humanos se han enfocado en las diferencias entre los sexos. La teoría de selección sexual ha propiciado predicciones sobre la variabilidad de las condiciones que provocan señales y selectividad en la elección de pareja. Por ejemplo, Gangestad y Buss predicen y muestran evidencia de que la prevalencia de patógenos en el entorno debería influenciar la selección sexual de tal forma que el atractivo físico (que actúa como señal de la calidad genética e inmunocompetencia del individuo) sea más importante en regiones del mundo en donde hay una prevalencia de patógenos.[75] Moore y sus colegas estudiaron el efecto del control de recursos en la elección de pareja en mujeres porque se sabe que el control de recursos es importante para la evolución de señales seleccionadas sexualmente en hembras.[76] El análisis de la variabilidad entre y dentro de poblaciones en las condiciones que permiten la selección sexual sin duda seguirá mejorando nuestra comprensión de la selección sexual en humanos.

La evolución de las diferencias entre individuos en cuanto a sus tácticas de apareamiento no se ha estudiado tanto como las diferencias entre los sexos o el uso del tiempo. La investigación que hasta ahora se ha hecho indica la existencia de rasgos y psicología que dependen de las relaciones de larga o corta duración, pero para lograr predecir qué estrategias elegirían los individuos en ciertas situaciones se necesitan modelos evolutivos explícitos que describan los benefi-

[75] S. W. Gangestad y D. Buss, "Pathogen prevalence and human mate preferences", *Ethology and Sociobiology,* 14, 1993, pp. 89-96.

[76] F. Moore, C. Cassidy, M. Smith y D. Perrett, "The effects of female control of resources on sex-differentiated mate preferences", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 193-205.

cios y costos de usar distintas estrategias de apareamiento. Los modelos de optimización y de teoría de historia de vida resultan útiles para entender las estrategias de apareamiento. Que estos modelos no se hayan incorporado a la tradición de la psicología evolucionista seguramente ha obstaculizado el progreso de la comprensión de las tácticas y estrategias de apareamiento.

V. LA PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA DE LA BELLEZA HUMANA

Viren Swami y Natalie Salem

"¿Qué es lo más sabio? El número." Pitágoras de Samos, matemático y filósofo griego del siglo vi a.C., es tal vez mejor conocido por su contribución a las matemáticas y la filosofía pero también se le atribuye, a él y a sus discípulos, el primer intento por observar al universo desde una perspectiva estético-matemática. Para Pitágoras, el origen de todas las cosas se podía encontrar en el número; la belleza, por lo tanto, era una manifestación de las proporciones matemáticas correctas y los mismos principios que gobernaban el atractivo humano dictaban el esplendor de las dimensiones arquitectónicas, el placer áureo derivado de la música y la magnificencia de una obra de arte.[1]

Aunque el punto de vista pitagórico encuentra mucha resistencia hoy en día, lo que Pitágoras intentó fue encontrar un marco teórico para entender la estética. La búsqueda de este marco sigue dominando el acercamiento de la psicología a la estética, en particular cuando se habla de la belleza humana. En cierto sentido, no es sorprendente que la ciencia se interese por la belleza humana: es bien sabido que el atractivo físico de una persona tiene un impacto significativo en sus experiencias sociales; incluyendo sus interacciones personales, sus decisiones relacionadas con la reproducción y su autopercepción.[2]

Por ejemplo, se piensa que los individuos atractivos (cuando se les compara con individuos poco atractivos) son más honestos, menos desajustados y perturbados, más felices, exitosos, más sociables y mejores en todos los aspectos.[3] En el

[1] J. Armstrong, *The secret power of beauty,* Penguin, Londres, 2004; B. Gaut y D. M. Lopes, *The Routledge companion to asthetics,* Routledge, Londres, 2001; V. Swami, *The missing arms of Venus de Milo: Reflections on the science of physical attractiveness,* The Book Guild, Brighton, 2007a.

[2] K. K. Dion, "Children's physical attractiveness and sex as determinants of adult punitiveness", *Developmental Psychology,* 10, 1974, pp. 772-790; E. H. Eagly, R. D. Ashmore, M. G. Makhijani y L. C. Longo, "What is beautiful is good, but... A meta-analytic review of research on the physical attractiveness stereotype", *Psychological Bulletin,* 110, 1991, pp. 109-128; J. H. Langlois, J. M. Ritter, L. A. Roggman y L. S. Vaughn, "Facial diversity and infant preferences for attractive faces", *Developmental Psychology,* 27, 1991, pp. 79-84; V. Swami y A. Furnham, *The psychology of physical attraction,* Routledge, Londres, 2008a.

[3] U. Yarmouk, "The effect of presentation modality on judgements of honesty and attractiveness", *Social Behavior and Personality,* 28, 2000, pp. 269-278; T. F. Cash y D. Soloway, "Self-disclosure and correlates and physical attractiveness: An exploratory study", *Psychological Reports,* 36, 1975,

ámbito judicial, los acusados atractivos reciben sentencias más lenitivas que los acusados menos atractivos.[4] Los individuos atractivos también tienen mejores calificaciones en el medio académico, tienen una mayor probabilidad de ser contratados y reciben mejores salarios de ingreso en el medio laboral; incluso tienen una mayor posibilidad de recibir ayuda después de un accidente de tráfico.[5]

Langlois y sus colegas informaron, a partir del metaanálisis de más de 900 investigaciones, que los individuos recibían un trato distinto con base en la medida en que se les consideraba atractivos físicamente. En particular, los individuos atractivos tenían una mayor probabilidad, que los individuos no atractivos, de ser considerados competentes en sus profesiones, de tener éxito en sus ocupaciones y de recibir un trato más favorable. De acuerdo con Langlois y sus colegas, a diferencia de lo que dictan frases como "la belleza es interior" o "las apariencias engañan", el atractivo físico *tiene* un efecto notable en nuestras vidas diarias.

Tal vez la explicación tentativa mejor desarrollada para entender la relación entre la belleza y todas las ventajas que supone (basada en el punto de vista pitagórico) se encuentra en la psicología evolucionista. La psicología evolucionista constituye un marco teórico para examinar la conducta humana de apareamiento.[6] En términos simples, una explicación evolucionista de la selección de pareja sugiere que la preferencia en la elección de pareja está relacionada con los bene-

pp. 579-586; T. F. Cash, J. A. Kerr, J. Polyson y V. Freeman, "Role of physical attractiveness in peer attribution of psychological disturbance", *Journal of Consulting and Clinical Psychology,* 45, 1977, pp. 987-993; K. K. Dion, "Physical attractiveness and evaluation of children's transgressions", *Journal of Personality and Social Psychology,* 24, 1972, pp. 285-290; K. K. Dion, E. Berscheid y E. Walster, "What is beautiful is good", *Journal of Personality and Social Psychology,* 24, 1972, pp. 285-290; G. L. Patzer, *Physical attractiveness phenomena,* Plenum Press, Nueva York, 1985; G. L. Patzer, *The power and paradox of physical attractiveness,* Brown Walker Press, Boca Ratón, Florida, 2002.

[4] R. Mazella y A. Feingold, "The effect of physical attractiveness, race, socioeconomic status, and gender of defendants and victims on judgments of mock jurors: A meta-analysis", *Journal of Applied Social Psychology,* 24, 1994, pp. 1315-1344; J. E. Stewart, "Appearance and punishment: The attraction-leniency effect in the courtroom", *Journal of Social Psychology,* 125, 1984, pp. 373-378.

[5] D. Landy y H. Sigall, "Beauty is talent: Task evolution as a function of the performer's physical attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology,* 29, 1974, pp. 299-304; D. Hamermesh y J. E. Biddle, "Beauty and the labor market", *American Economic Review,* 84, 1994, pp. 1174-1994; D. Hamermesh y A. M. Parker, "Beauty in the classroom: Professor's pulchritude and putative pedagogical productivity", *Economics of Education Review,* 24, 2005, pp. 369-376; R. L. Dipboye, H. L. Fromkin y K. Wiback, "Relative importance of applicant sex, attractiveness and scholastic standing in evaluation of job applicant resumes", *Journal of Applied Psychology,* 60, 1975, pp. 39-43; V. Swami, F. Chan, V. Wong *et al.,* "Weight-based discrimination in occupational hiring and helping behaviour", *Journal of Applied Social Psychology,* 38, 2008a, pp. 968-981; M. Hosoda, E. F. Stone-Romero y G. Coats, "The effects of physical attractiveness in job-related outcomes: A meta-analysis of experimental studies", *Personnel Psychology,* 56, 2003, pp. 431-462; M. J. Tews, K. Stafford y J. Zhu, "Beauty revisited: The impact of attractiveness, ability, and personality in the assessment of employment suitability", *International Journal of Selection and Assessment,* 17, 2009, pp. 92-100.

[6] Véase capítulo IV del presente volumen.

ficios para la aptitud que esa elección conlleva.[7] El beneficio puede ser directo (cuando incrementa el éxito reproductivo del individuo al beneficiarlo y a sus descendientes) o indirecto (cuando incrementa la aptitud inclusiva). Los individuos perciben y usan estos criterios para evaluar la calidad y el atractivo de parejas potenciales con el objetivo de mejorar su éxito reproductivo.[8]

Con base en este marco, los psicólogos evolucionistas se han enfocado en numerosos atributos físicos específicos que, se piensa, son indicadores de la aptitud y usan los individuos cuando evalúan el atractivo de una pareja potencial. En la práctica, estos indicadores han incluido diferentes partes del cuerpo humano, así como ornamentos y rasgos que no son corporales. En este capítulo revisamos algunos de los rasgos más estudiados por la psicología evolucionista. Este estudio no es exhaustivo porque nuestra intención es señalar algunos ejemplos de investigaciones que surgieron a partir de la psicología evolucionista.[9] Estos ejemplos, al menos inicialmente, se enfocan en la cara humana, cuyo estudio es preponderante (lo cual no nos sorprende) en investigaciones sobre el atractivo facial, así como el papel que desempeñan el cuerpo y la cara en la transmisión de señales de la calidad de pareja y el papel que desempeñan las señales faciales en las interacciones sociales.[10]

El segundo objetivo (de igual importancia) de este capítulo es refutar el acercamiento más común de la psicología evolucionista a la belleza del cuerpo humano. Al enfocarnos en un rasgo específico de la morfología humana, en el índice cintura/cadera, intentaremos mostrar cómo las explicaciones de la psicología evolucionista de la belleza humana pueden, a veces, ser engañosas o basarse en información teórica o empírica incorrecta. Es decir, hacer hipótesis evolucionistas puede, a veces, ser un "ejercicio tan fácil que resulta seductor";[11] un acercamiento honesto de la psicología evolucionista a la belleza humana debe ser más cauteloso al intentar entender el concepto multifacético de la belleza humana (véase también recuadro v.1).

[7] G. F. Miller, *The mating mind: How sexual choice shaped the evolution of human nature,* Doubleday, Nueva York, 2000.

[8] D. Buss, *The evolution of desire,* Basic Books, Nueva York, 1994; D. Buss, *Evolutionary psychology: The new science of the mind,* Allyn & Bacon, Boston, 1999; D. Symons, *The evolution of human sexuality,* Oxford University Press, Nueva York, 1979.

[9] Para una investigación exhaustiva, véase V. Swami y A. Furnham, *supra,* 2008a, n. 2.

[10] G. Rhodes, "The evolutionary psychology of facial beauty", *Annual Review of Psychology,* 57, 2006, pp. 199-226; M. Peters, G. Rhodes y L. W. Simmons, "Contributions of the face and body to overall attractiveness", *Animal Behavior,* 73, 2007, pp. 937-942; V. F. Ferrario, C. Sforza, C. E. Poggio y G. Tartaglia, "Facial morphology of television actresses compared with normal women", *Journal of Oral and Maxillofacial Surgery,* 53, 1995, pp. 1008-1014.

[11] K. N. Laland y G. R. Brown, *Sense and nonsense: Evolutionary perspectives on human behaviour,* Oxford University Press, Oxford, 2002, p. 100.

RECUADRO V.1. ¿LAS PERSONAS BELLAS SON MÁS INTELIGENTES?

Kanazawa y Kovar[a] sostienen que, debido a que los humanos tienden a aparearse de forma selectiva, "la gente bella es más inteligente que la gente menos bella". Este "teorema" está basado en cuatro conjeturas específicas:

1. Los hombres inteligentes tienen una mayor probabilidad de alcanzar un estatus social alto que los hombres menos inteligentes;
2. Los hombres de mayor estatus tienen una mayor probabilidad de aparearse con mujeres atractivas que los hombres de menor estatus;
3. La inteligencia es heredable, y
4. El atractivo físico es heredable.

Desde la perspectiva de Kanazawa y Kovar, es evidente que los individuos bellos también son más inteligentes. Aunque esta teoría ha recibido mucha atención, ha resultado también muy controvertida porque algunos autores sostienen que la relación propuesta entre la inteligencia y la belleza es errónea, por decir lo menos, mientras que otros autores dicen que no está basada en evidencia empírica. Denny,[b] por ejemplo, señala que Kanazawa y Kovar sólo seleccionaron una parte de toda la evidencia disponible y que no todas las investigaciones han presentado en sus resultados una correlación positiva entre la inteligencia y la belleza.[c] Además, al reunir nuevas fuentes de información, Denny logró concluir que "en todo caso [...] es la baja inteligencia la que se asocia con la falta de belleza".[d] En conjunto, Denny señala que hay numerosas objeciones a la relación sugerida entre la belleza y la inteligencia; por ejemplo:

> El "alto estatus social" no es un componente estático: lo que constituye un estatus alto (ya sea en términos de inteligencia o atractivo) cambia a lo largo del tiempo en función del entorno;
>
> La correlación de genes asociados con la belleza y la inteligencia puede ser complicada si los genes individuales afectan múltiples rasgos fenotípicos (es decir, si son pleitrópicos);
>
> El atractivo en sí puede ser heredable, pero definitivamente no es inmutable y cambia en función del entorno y de las percepciones subjetivas.

En resumen, la evidencia disponible no nos permite concluir que la gente bella es más inteligente.

[a] S. Kanazawa y J. L. Kovar, "Why beautiful people are more intelligent", *Intelligence,* 32, 2004, p. 229.

[b] K. Denny, "Beauty and intelligence may – or may not – be related", *Intelligence,* 36, 2008, pp. 616-618.

[c] Véase, por ejemplo, A. Feingold, "Good-looking people are not what we think", *Psychological Bulletin,* 111, 1992, pp. 304-341.

[d] K. Denny, *supra,* n. b, p. 618.

Atractivo facial

Asimetría fluctuante

A lo largo del crecimiento del feto hay un gran número de factores de estrés o disturbios, como mala nutrición, enfermedades o infecciones parasitarias, que pueden causar inestabilidad en el proceso de desarrollo, lo cual resulta en "asimetrías fluctuantes" (AFS). En términos simples, las AFS son desviaciones aleatorias respecto a la simetría perfecta de un carácter bilateral que, usualmente, es simétrico a nivel poblacional.[12] La AF se incrementa como consecuencia de factores am-

[12] L. W. Simmons, G. Rhodes, M. Peters y N. Koehler, "Are human preferences for facial symmetry focused on signals of developmental instability?", *Behavioral Ecology,* 15, 2004, pp. 864-871.

bientales; incluyendo parásitos,[13] radiación y condiciones ambientales extremas;[14] así como factores genéticos, como alelos recesivos deletéreos y la endogamia.[15]

Dentro de las poblaciones muchas veces hay un alto índice de variabilidad en la AF, lo cual resulta en la noción de que la AF refleja la incapacidad de los individuos de soportar los disturbios externos y de mantener la estabilidad durante el desarrollo al enfrentarse con factores de estrés ambientales o genéticos. Esta noción concuerda con investigaciones en donde se ha encontrado que la función fisiológica anormal,[16] la esquizofrenia[17] y las anormalidades cromosómicas, como el síndrome de Down y la trisomía 14,[18] tienen una relación con niveles elevados de AF. Debido a que la estabilidad durante el desarrollo puede ser heredable,[19] la elección de parejas potenciales con base en AF baja o simetría alta podría ser adaptativa; es decir, se espera que la estrategia de selección de pareja basada en señales de AF resulte en el incremento del éxito reproductivo.

Las preferencias por los ornamentos masculinos simétricos se han documentado en numerosas especies.[20] Por ejemplo, investigaciones sobre la elección de las hembras golondrinas comunes *(Hirundo rustica)* han mostrado que los machos con rasgos simétricos son preferibles como parejas y adquieren parejas con mayor rapidez que machos con rasgos asimétricos.[21] Aunque no se ha estudiado

[13] A. P. Møller, "Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters", *Journal of Evolutionary Biology,* 5, 1992a, pp. 691-699.

[14] A. P. Møller, "Developmental instability of plants and radiation from Chernobyl", *Oikos,* 81, 1998, pp. 444-448; P. A. Parsons, "Fluctuating asymmetry: A biological monitor of environmental and genomic stress", *Heredity,* 68, 1992, pp. 361-364.

[15] I. M. Lerner, *Genetic homeostasis,* Oliver & Boyd, Edimburgo, 1954; M. Polak, *Developmental instability: Causes and consequences,* Oxford University Press, Nueva York, 2003; E. R. S. Roldan, J. Cassinello, T. Abaigar y M. Gomendio, "Inbreeding, fluctuating asymmetry and ejaculate quality in endangered ungulate", *Proceedings of the Royal Society B,* 265, 1998, pp. 243-248.

[16] T. K. Shackelford y R. J. Larsen, "Facial asymmetry as an indicator of psychological, emotional, and physiological distress", *Journal of Personality and Social Psychology,* 72, 1997, pp. 456-466.

[17] C. S. Mellor, "Dermatoglyphic evidence of fluctuating asymmetry in schizophrenia", *British Journal of Psychiatry,* 160, 1992, pp. 467-472.

[18] A. Fujimoto, J. Allanson, C. A. Crowe *et al.,* "Natural history of mosaic trisomy 14 syndrome", *American Journal of Medical Genetics,* 44, 1992, pp. 189-196; R. M. Malina y P. H. Buschang, "Anthropometric asymmetry in normal and mentally retarded males", *Annals of Human Biology,* 11, 1984, pp. 515-531.

[19] A. P. Møller y R. Thornhill, "A meta-analysis of the heritability of developmental stability", *Journal of Evolutionary Biology,* 10, 1997, pp. 1-16.

[20] Por ejemplo, véase T. A. Markow y J. P. Ricker, "Male size, developmental stability, and mating success in natural populations of three *Drosophila* species", *Heredity,* 69, 1992, pp. 122-127; A. Schlüter, J. Parzefall e I. Schlupp, "Female preference for symmetrical vertical bars in male sailfin mollies", *Animal Behaviour,* 56, 1998, pp. 147-153; J. P. Swaddle e I. C. Cuthill, "Female zebra finches prefer males with symmetric chest plumage", *Proceedings of the Royal Society B,* 258, 1994, pp. 267-271; C. Waitt y A. C. Little, "Preferences for symmetry in conspecific facial shape among rhesus macaques *(Macaca mulatta)*", *International Journal of Primatology,* 27, 2006, pp. 133-145.

[21] A. P. Møller, "Females prefer large and symmetrical ornaments", *Nature,* 357, 1992b, pp. 238-

exhaustivamente si estas preferencias son similares en la elección que los machos hacen de las hembras, las pocas investigaciones que se han realizado sugieren que la preferencia de los machos también se incrementa proporcionalmente respecto a la simetría de los rasgos de las hembras.[22] Por ejemplo, cuando los investigadores liberan cerambícidos *(Cerambycidae)* machos en una flor junto con dos hembras, una con antenas simétricas y otra con antenas asimétricas, los machos se aparean con mayor frecuencia con la hembra con ornamentos simétricos.[23]

La selección de rasgos simétricos parece ocurrir en animales; sin embargo, los humanos no han evolucionado estructuras u ornamentos vistosos seleccionados sexualmente, como la cola de las golondrinas. Aun así, hay evidencia que sugiere que los humanos prefieren la simetría al elegir pareja. Por un lado, una característica común en formas contemporáneas y tempranas de arte humano es el uso de diseños simétricos.[24] Además, los diseños simétricos tienden a ser considerados más bellos que los diseños asimétricos,[25] aunque esta observación podría no incluir obras de arte complejas.[26]

Además, hay evidencia que sugiere que el grado de AF tiene una relación con la elección de pareja en humanos. Por ejemplo, el grado de simetría bilateral guarda una relación positiva con el número de parejas sexuales de hombres fuera de la pareja y a lo largo de sus vidas; además, las mujeres emparejadas con hombres con AF baja reportan una frecuencia más alta de orgasmos copulativos que las emparejadas con hombres con AF alta.[27] Sin embargo, estas investigacio-

240; A. P. Møller, "Female preference for apparently symmetrical ornaments in the barn swallow *Hirundo rustica*", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 32, 1993, pp. 371-376.

[22] Véase, por ejemplo, L. T. T. Hansen, T. Amundsen y E. Forsgren, "Symmetry: Attractive not only to females", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 1235-1240.

[23] A. P. Møller y C. Zamora-Muñoz, "Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle", *Animal Behaviour,* 54, 1997, pp. 1509-1515.

[24] F. Boas, *Primitive art,* Dover Publications, Nueva York, 1955; C. McManus, *Right hand, left hand: The origin of asymmetry in brains, bodies, atoms, and cultures,* Phoenix, Londres, 2002; D. Washburn y D. Crowe, *Symmetries of culture: Theory and practise of plane pattern analysis,* University of Washington Press, Seattle, 1988; H. Weyl, *Symmetry,* Princeton University Press, Princeton, 1952.

[25] R. A. Cárdenas y L. J. Harris, "Symmetrical decorations enhance the attractiveness of faces and abstract designs", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 1-18; T. Jacobsen y L. Höfel, "Aesthetic electrified: An analysis of descriptive symmetry and evaluative aesthetic judgments processes using event-related brain potentials", *Empirical Studies of the Arts,* 19, 2001, pp. 177-190; I. Rentschler, M. Jüttner, A. Unzicker y T. Landis, "Innate and learned components of human visual preference", *Current Biology,* 9, 1999, pp. 665-671; V. Swami, "The effect of shape and colour symmetry on the aesthetic value of Dayak masks from Borneo", *Imagination, Cognition, and Personality,* en producción –a; D. Washburn y D. Humphrey, "Symmetries in the mind: Production, perception and preference for seven one-dimensional patterns", *Visual Arts Research,* 70, 2001, pp. 57-68; véase también recuadro V.2 y figura V.1.

[26] Por ejemplo, véase V. Swami y A. Furnham, "The rhythm of straight lines and colour planes: The effect of introducing symmetry into Piet Mondrian's neo-plastic paintings and individual difference antecedents of aesthetic preferences", manuscrito en revisión, 2009a.

[27] R. Thornhill y S. W. Gangestad, "The evolutionary psychology of extrapair sex: The role of fluctuating asymmetry", *Evolution and Human Behaviour,* 18, 1994, pp. 69-88; R. Thornhill, S. W. Gan-

RECUADRO V.2. EL EFECTO DE LA SIMETRÍA DE COLOR Y FORMA EN EL VALOR ESTÉTICO DE LAS MÁSCARAS DAYAK

Una de las formas de examinar la preferencia por la simetría es estudiar el valor estético de obras de arte simétricas y asimétricas.[a] En un estudio, Swami examinó las preferencias por las máscaras tribales simétricas de los dayak. Los dayak son la población autóctona de la isla de Borneo; una característica distintiva de la población es la manufactura y uso de máscaras tribales.[b] Es usual que las máscaras se pinten con colores brillantes y exageren rasgos (por ejemplo, tienen largas narices, orejas enroscadas y colmillos de animales), muchas veces muestran rasgos de bucerótidos *(Bucerotidae)* (mensajeros del mundo superior) y dragones o jabalíes (representantes del inframundo).

En su investigación, Swami creó una serie de imágenes de máscaras simétricas en cuanto a los colores y la forma (véase figura v.1). Cuando los participantes calificaron estas imágenes, se observó una preferencia significativa por las máscaras simétricas en cuanto a la forma, pero no se observó la misma preferencia por las máscaras simétricas en cuanto a los colores. Sin embargo, en un experimento en el que los participantes tenían que elegir forzosamente entre dos alternativas, las máscaras simétricas fueron preferidas un número mayor de veces tanto por forma como por color. En resumen, estos resultados respaldan la idea de que las formas simétricas y posiblemente los patrones de color simétricos resultan más atractivos que los asimétricos.[c]

[a] Por ejemplo, véase R. A. Cárdenas y L. J. Harris, "Symmetrical decorations enhance the attractiveness of faces and abstract designs", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 1-18; V. Swami y A. Furnham, "The rhythm of straight lines and colour planes: The effect of introducing symmetry into Piet Mondrian's neo-plastic paintings and individual difference antecedents of aesthetic preferences", manuscrito en revisión, 2009a.

[b] N. Revel-Macdonald y M. Leyenaar, "Dayak and Kalimantan masks", *Drama Review: TDR,* 26, 1982, pp. 70-72.

[c] R. A. Cárdenas y L. J. Harris, *supra,* n. a; T. Jacobsen y L. Höfel, "Aesthetic electrified: An analysis of descriptive symmetry and evaluative aesthetic judgment processes using event-related brain potentials", *Empirical Studies of the Arts,* 19, 2001, pp. 177-190; I. Rentschler, M. Jüttner, A. Unzicker y T. Landis, "Innate and learned components of human visual preference", *Current Biology,* 9, 1999, pp. 665-671; D. Washburn y D. Humphrey, "Symmetries in the mind: Production, perception and preference for seven one-dimensional patterns", *Visual Arts Research,* 70, 2001, pp. 57-68.

nes no contestan la pregunta de si las caras simétricas se perciben como más atractivas que las asimétricas. Algunas investigaciones anteriores sugieren que las caras ligeramente asimétricas son preferibles a las perfectamente simétricas.[28]

Una de estas investigaciones es la de Langlois, Roggman y Musselman,[29] en la que una serie de fotografías del rostro de mujeres se usaron para producir caras perfectamente simétricas o "quimeras". Para cada fotografía, se crearon dos quimeras perfectamente simétricas: en la primera, la mitad izquierda de la cara original se alineó con su reflejo y en la segunda imagen, el lado derecho de la cara original se alineó con su reflejo. Usando estos estímulos, Langlois y sus co-

gestad y R. Comer, "Human female orgasm and mate fluctuating asymmetry", *Animal Behaviour,* 50, 1995, pp. 1601-1615.

[28] Por ejemplo, R. Kowner, "Facial asymmetry and attractiveness judgment in developmental perspective", *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 22, 1996, pp. 662-675; C. A. Samuels, G. Butterworth, T. Roberts *et al.,* "Facial aesthetics: Babies prefer attractiveness to symmetry", *Perception,* 23, 1994, pp. 823-831; J. P. Swaddle e I. C. Cuthill, "Asymmetry and human facial attractiveness: Symmetry may not always be beautiful", 261, 1995, pp. 111-116.

[29] J. H. Langlois, L. A. Roggman y L. Musselman, "What is average and what is not average about attractive faces?", *Psychological Science,* 5, 1994, pp. 214-220.

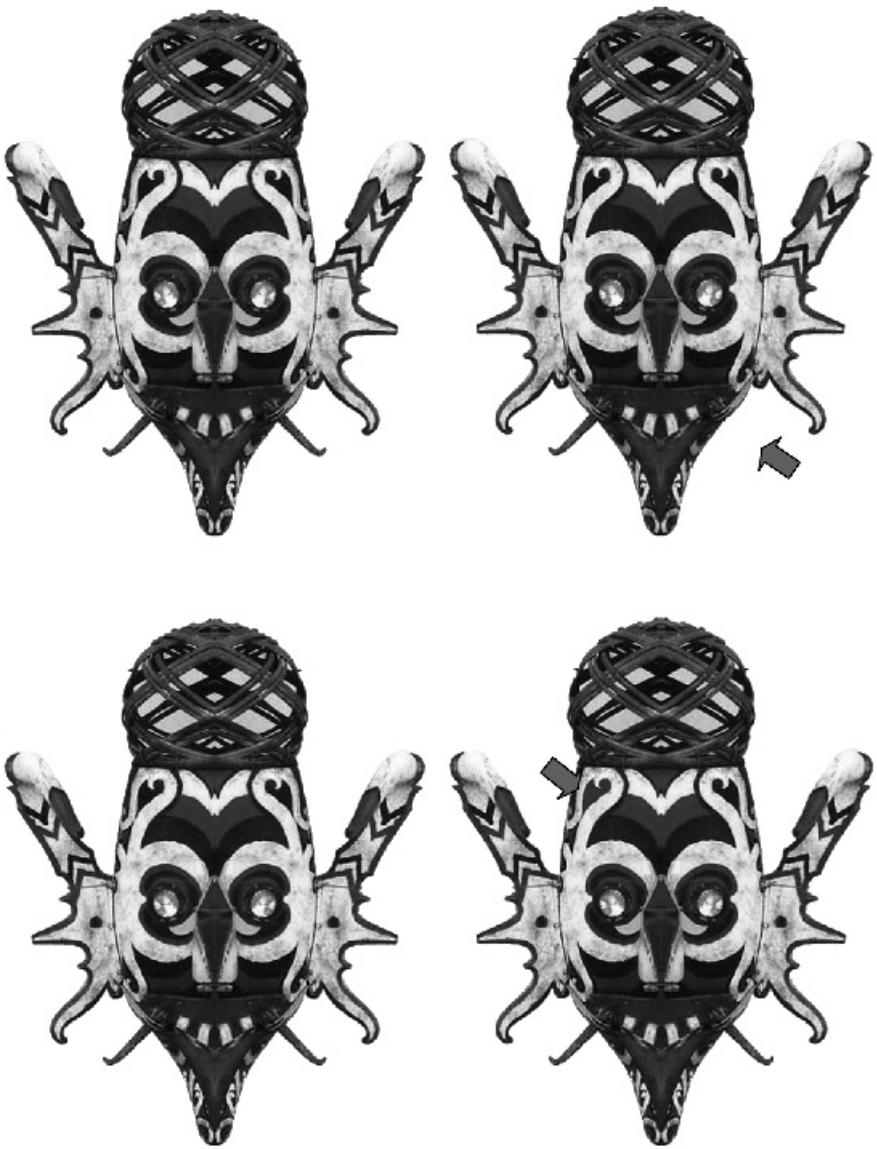


Figura v.1. *Ejemplos de máscaras dayak en las que la simetría se manipuló de acuerdo con la forma (hilera superior) o de acuerdo con el color (hilera inferior).* Las imágenes en la columna izquierda son bilateralmente simétricas (las flechas indican las partes de las imágenes que se manipularon para crear las versiones asimétricas).

Fuente: Adaptado de V. Swami, "The effect of shape and colour symmetry on the aesthetic value of Dayak masks from Borneo", *Imagination, Cognition, and Personality,* en producción –a.

legas hallaron que las caras originales (ligeramente asimétricas) obtuvieron una mejor recepción que las quimeras simétricas, tanto izquierdas como derechas. Sólo las caras extremadamente antiestéticas obtuvieron una peor recepción que sus quimeras simétricas.

Sin embargo, investigaciones subsecuentes han refutado estos resultados porque han mostrado que las caras simétricas son más atractivas que caras ligeramente asimétricas.[30] Esta discrepancia en los resultados es aparentemente la consecuencia de la forma en que se crearon los estímulos.[31] Las primeras investigaciones, como la de Langlois, Roggman y Musselman en 1994, usaron reflejos de la mitad de la cara a partir de la línea media, pero estos estímulos muchas veces muestran anomalías estructurales y distorsiones de la cara que fácilmente se consideran antiestéticas.[32] Por ejemplo, si la fotografía se toma desde un ángulo ligeramente rotado o si un lado de la cara es naturalmente más ancho o más angosto que el otro, se pueden producir quimeras demasiado angostas o demasiado anchas.

Para resolver este problema, Rhodes y sus colegas[33] desarrollaron una nueva serie de caras que variaban en simetría (baja, normal, alta y perfecta) al "mezclar" la imagen original y sus reflejos. Usando esta nueva serie de estímulos, Rhodes y sus colegas encontraron que las calificaciones de atractivo para caras de hombres y mujeres se incrementaron conforme se incrementó la simetría. Otras investigaciones han replicado el mismo patrón de resultados,[34] que es per-

[30] Por ejemplo, véase B. Fink, K. Grammer y P. J. Matts, "Visual skin color distribution plays a role in the perception of age, attractiveness, and health of female faces", *Evolution and Human Behavior*, 27, 2006, pp. 433-442; A. C. Little, C. L. Apicella y F. W. Marlowe, "Preferences for symmetry in human faces in two cultures: Data form the UK and the Hadza, an isolated group of hunter-gatherers", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 3113-3117; A. C. Little y B. C. Jones, "Attraction independent of detection suggests special mechanisms for symmetry preferences in human face perception", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 3093-3099; D. I. Perrett, D. M. Burt, I. S. Penton-Voak *et al.*, "Symmetry and human facial attractiveness", *Evolution and Human Behaviour,* 20, 1999, pp. 295-307; G. Rhodes, F. Proffitt, J. M. Grady y A. Sumich, "Facial symmetry and the perception of beauty", *Psychonomic Bulletin and Review,* 5, 1998, pp. 659-669; G. Rhodes, J. Roberts y L. Simmons, "Reflections on symmetry and attractiveness", *Psychology of Evolution and Gender,* 1, 1999, pp. 279-295; G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, "Are average facial configurations attractive only because of their symmetry", *Psychological Science,* 10, 1999, pp. 52-58; A. C. Little, B. C. Jones y L. M. DeBruine, "Preferences for variation in masculinity in real male faces change across the menstrual cycle", *Personality and Individual Differences,* 45, 2008, pp. 478-482.

[31] G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, "Are average facial configurations attractive only because of their symmetry", *Psychological Science,* 10, 1999b, pp. 52-58.

[32] G. Rhodes, *supra,* n. 10.

[33] G. Rhodes *et al.*, *supra,* n. 30.

[34] N. Koehler *et al.*, "Remarks on support theory: Recent advances and future directions", *Heuristics and Biases: The Psychology of Intuitive Judgment,* 2002, pp. 489-509; I. S. Penton-Voak, B. C. Jones, A. C. Little *et al.*, "Symmetry, sexual dimorphism in facial proportions and male facial attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1617-1623. D. I. Perrett *et al.*, *supra,* n. 30; G. Rhodes, J. Roberts y L. Simmons, *supra,* n. 30; G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, *supra,* n. 31.

RECUADRO V.3. SIMETRÍA FLUCTUANTE Y ATRACTIVO CORPORAL

Aunque algunas investigaciones han establecido que las caras simétricas se perciben como más atractivas que las ligeramente asimétricas, hay muy pocas investigaciones que hayan examinado los efectos de la asimetría fluctuante (AF) en el atractivo del cuerpo. En una de las primeras investigaciones, Singh[a] usó dibujos de la figura femenina que variaban la forma del cuerpo y la asimetría de los senos; reportó que ambas variables influían en juicios sobre el atractivo. Sin embargo, los efectos de la asimetría de los senos fueron pequeños y probablemente variaron con la edad percibida de las figuras. En su investigación, Singh generó la asimetría de los senos al hacer que uno de ellos se colgara notablemente y esto pudo resultar en que los participantes pensaran que la figura dibujada fuera significativamente más vieja, una sugerencia corroborada por otras investigaciones.[b]

[a] D. Singh, "Female health, attractiveness, and desirability for relationships: Role of breast asymmetry and WHR", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995a, pp. 465-481.

[b] A. Furnham, V. Swami y K. Shah, "Female body correlates of attractiveness and other ratings", *Personality and Individual Differences,* 41, 2006, pp. 443-454.

Hay investigaciones recientes que usaron una serie de estímulos más válidos desde el punto de vista ecológico. Tovée, Tasker y Benson[c] llevaron a cabo una investigación en la que mejoraron, a computadora, la simetría de cuerpos de mujeres; usaron imágenes manipuladas de esas fotografías para producir simetría perfecta.[d] Cuando a los observadores se les pidió que calificaran las imágenes de acuerdo con su atractivo, no hubo estadísticamente una diferencia significativa entre sus calificaciones de las imágenes normales (que variaban en simetría) y las manipuladas (completamente simétricas). Sin embargo, cuando a los observadores se les presentó una imagen inalterada y su versión simétrica simultáneamente, y se les exigió elegir la más atractiva de las dos, tendieron a elegir la versión más simétrica. La magnitud del efecto de esta diferencia fue pequeña y sugiere que, aunque la simetría podría ser importante para los juicios del atractivo del cuerpo de las mujeres, probablemente no es importante.

[c] M. J. Tovée, K. Tasker y P. J. Benson, "Is symmetry a visual cue to attractiveness in the human female body?", *Evolution and Human Behavior,* 21, 2000, pp. 191-200.

[d] Véase figura V.2.

sistente cuando se controlan los efectos de "los rasgos promedio"[35] y el cambio de textura de la piel.[36] Por lo anterior, Rhodes y sus colegas sostienen que el poco atractivo de caras simétricas en las primeras investigaciones se podría atribuir a la poca validez ecológica de las imágenes que se usaron como estímulos.[37]

Sin embargo, cabe señalar que en sus investigaciones anteriores, Rhodes[38] señala que los efectos de la simetría fueron de pequeños a medianos. Asimismo, Ganestad y Scheyd[39] sostienen que es posible que la simetría no sea importante cuando se compara con otras características faciales como rasgos dismórficos sexuales (como se verá más adelante). Además, Scheib, Gangestad y Thornhill[40] sugieren que el aparente atractivo de las caras simétricas podría no ser el resultado de la simetría como tal. Ellos encontraron que la simetría facial genera cali-

[35] G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, *supra,* n. 31.

[36] D. I. Perrett *et al., supra,* n. 30, G. Rhodes, J. Roberts y L. Simmons, *supra,* n. 30.

[37] G. Rhodes *et al., supra,* n. 30.

[38] G. Rhodes, *supra,* n. 10.

[39] S. W. Gangestad y G. J. Scheyd, "The evolution of human physical attractiveness", *Annual Review of Anthropology,* 34, 2005, pp. 523-548.

[40] J. E. Scheib, S. W. Gangestad y R. Thornhill, "Facial attractiveness, symmetry and cues of good genes", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 1913-1917.

ficaciones altas, pero también encontraron que al mostrar sólo la mitad de caras atractivas (que contienen pocos indicadores de simetría bilateral) éstas también generaron altas calificaciones. Se ha observado que algunas características faciales, como el tamaño de la mandíbula, los pómulos prominentes y una piel con aspecto saludable, podrían ser los factores que generan calificaciones altas; debido a que estas características se han presentado a la par de la simetría, podrían ser la causa de que se asocie la simetría con el atractivo.[41]

Rasgos promedio

Otros indicadores de atractivo facial son los rasgos promedio, que usualmente se definen como la medida en que una cara posee características y configuraciones matemáticamente promedio en cierta población.[42] Se ha propuesto que los rasgos promedio son una preferencia biológica basada en generar un beneficio para la aptitud biológica, porque éstos, se piensa, son señales de un desarrollo estable.[43] Gangestad y sus colegas[44] han sugerido que estos rasgos pueden ser una señal confiable de la heterocigosidad genética que, se piensa, está asociada con el fortalecimiento del sistema inmunológico (los individuos heterocigotos usualmente son portadores de una frecuencia más alta de alelos raros, a los que los patógenos no se pueden adaptar con facilidad).[45]

Acordes con estas teorías, hay investigaciones que han encontrado que los individuos prefieren caras de hombres y mujeres con configuraciones faciales promedio.[46] En uno de los primeros estudios en este campo, Galton[47] usó una

[41] S. W. Gangestad y R. Thornhill, "Facial masculinity and fluctuating asymmetry", *Evolution and Human Behavior,* 24, 2003, pp. 231-241; B. C. Jones, A. C. Little, D. L. Feinberg *et al.,* "The relationship between shape symmetry and perceived skin condition in male facial attractiveness", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 24-30; véase también recuadro v.3 y figura v.2.

[42] G. Rhodes, *supra,* n. 10.

[43] A. P. Møller y J. P. Swaddle, *Asymmetry, developmental stability, and evolution,* Oxford University Press, Nueva York, 1997.

[44] S. W. Gangestad y D. M. Buss, "Pathogen prevalence and human mate preferences", *Ethology and Sociobiology,* 14, 1993, pp. 86-96; R. Thornhill y S. W. Gangestad, "Human facial beauty: Averageness, symmetry and parasite resistance", *Human Nature,* 4, 1993, pp. 237-269; véase también G. Rhodes, L. A. Zebrowitz, A. Clark *et al.,* "Do facial averageness and symmetry signal health?", *Evolution and Human Behaviour,* 22, 2001, pp. 31-46.

[45] W. D. Hamilton y M. Zuk, "Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?", *Science,* 21, 1982, pp. 384-387.

[46] Por ejemplo, J. Baudouin y G. Tiberghien, "Symmetry, averageness and feature size in the facial attractiveness of women", *Acta Psychologica,* 117, 2004, pp. 313-332; G. Rhodes y T. Tremewan, "Averageness, exaggeration, and facial attractiveness", *Psychological Science,* 7, 1996, pp. 105-110.

[47] F. Galton, "Composite portraits", *Journal of Anthropological Institute of Great Britain and Ireland,* 8, 1878, pp. 132-144.

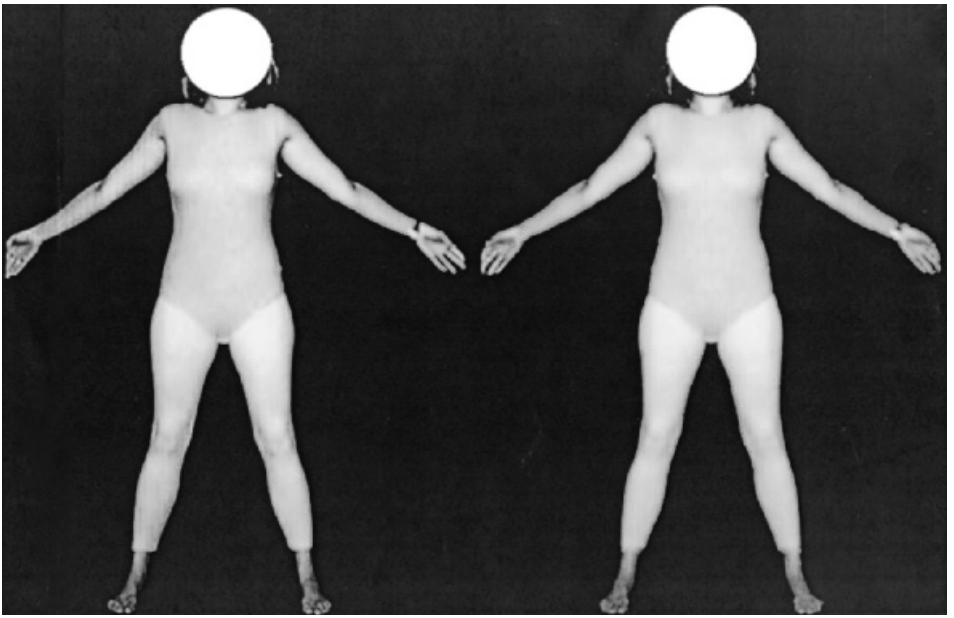


Figura v.2. *Ejemplos de estímulos usados en la investigación de M. J. Tovée, K. Tasker y P. J. Benson, "Is symmetry a visual cue to attractiveness in the human female body?",* Evolution and Human Behavior, *21, 2000, pp. 191-200.*

La figura del lado izquierdo es un ejemplo de una imagen asimétrica, mientras que la figura de la derecha es un ejemplo de una imagen manipulada (simétrica).

Fuente: Imágenes reproducidas con el permiso de Martin Tovée.

técnica de superposición fotográfica para crear compuestos faciales al superponer los negativos fotográficos de unas caras sobre otras. Él encontró que las caras compuestas creadas a partir de esta técnica eran consideradas más atractivas que la mayoría de las caras constitutivas, un hallazgo que impidió los esfuerzos de Galton de construir la cara "criminal" prototípica.

Investigaciones subsecuentes han intentado analizar el efecto del promedio facial usando técnicas mejoradas por computadora de promedio. Una investigación que frecuentemente se cita es la de Langlois y Roggman.[48] En ésta, se digitalizaron las fotografías faciales de estudiantes de licenciatura, tanto hombres como mujeres. Estas imágenes se promediaron geométricamente (de forma distinta para cada sexo) para generar compuestos promedio de cada cara (véase figura v.3). Cuando cada una de las caras individuales se comparó con su correspondiente promediada por computadora, las compuestas generalmente se juzgaron como más atractivas que la serie de caras individuales que las constituían. Esto se

[48] J. H. Langlois y L. A. Roggman, "Attractive faces are only average", *Psycological Science,* 1, 1990, pp. 115-121.

Figura v.3. *Ejemplos de estímulos usados en la investigación de J. H. Langlois y L. A. Roggman, "Attractive faces are only average",* Psychological Science, *1, 1990, pp. 115-121. De izquierda a derecha, las imágenes representan el promedio geométrico de 8, 16 y 32 caras individuales.*

Fuente: Utilizado con el permiso de Judith Langlois.

relaciona con investigaciones que muestran que, en general, las caras menos identificables se consideran más atractivas que caras más identificables o llamativas.[49]

Sin embargo, los hallazgos de Langlois y Roggman[50] han sido criticados porque se argumenta que las imágenes compuestas no son realmente promedio.[51] Por ejemplo, la combinación de imágenes múltiples puede disminuir la asimetría bilateral o manchas de la piel en el compuesto final.[52] Entonces, investigaciones más recientes muestran que el compuesto promediado sigue siendo atractivo cuando se controla la alineación de rasgos y la complexión.[53]

Rhodes y Tremewan,[54] por ejemplo, usaron un generador de caricaturas en computadora para producir un dibujo de líneas sin distorsiones, una caricatura (el dibujo de una cara con rasgos fuera del promedio) y una anticaricatura (un

[49] L. L. Light, S. Hollander y F. Kayra-Stuart, "Why attractive people are harder to remember", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 7, 1981, pp. 269-276.

[50] J. H. Langlois y L. A. Roggman, *supra,* n. 48.

[51] T. R. Alley y M. R. Cunningham, "Averaged faces are attractive but very attractive faces are not average", *Psychological Science,* 2, 1991, pp. 123-125; P. Benson y D. Perrett, "Face to face with the perfect image", *New Scientist,* 1809, 1992, pp. 32-35; J. B. Pittenger, "On the difficulty of averaging faces: Comments on Langlois and Roggman", *Psychological Science,* 2, 1991, pp. 351-353.

[52] A. C. Little y P. J. Hancock, "The role of masculinity and distinctiveness on the perception of attractiveness in human male faces", *British Journal of Psychology,* 93, 2002, pp. 451-464.

[53] *Idem;* A. J. O'Toole, T. Price, T. Vetter *et al.,* "3D shape and 2D surface texture of human faces: The role of 'averages' in attractiveness and age", *Image and Visual Computing,* 18, 1999, pp. 9-19; G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, *supra,* n. 30.

[54] G. Rhodes y T. Tremewan, *supra,* n. 46.

dibujo con rasgos promedio) para cada fotografía individual en un conjunto de caras de hombres y mujeres. Sus hallazgos mostraron que las caras anticaricaturescas (con rasgos promedio) se calificaban como más atractivas que las caras caricaturizadas (con rasgos poco promedio). Debido a que esta investigación usó imágenes dibujadas con líneas, cualquier mancha natural que se encontraba en las fotografías se eliminó. Queda claro que las imágenes dibujadas con líneas tienen sus propias limitaciones,[55] pero el conjunto de estos hallazgos indica que las caras promedio son atractivas. Además, los rasgos promedio son atractivos incluso cuando las caras se ven de perfil,[56] cuando se usan modelos transculturales[57] y cuando se controlan los efectos de la simetría,[58] de la edad[59] y de la expresión facial.[60]

Una investigación encontró que la heterocigosidad genética en el complejo mayor de histocompatibilidad (CMH; una familia de genes que forman proteínas fundamentales para el sistema inmunológico) tiene un efecto positivo sobre el atractivo facial y sobre los rasgos promedio en hombres.[61] Además, cuando el efecto de los rasgos promedio se controló, la relación entre la heterocigosidad en el CMH y el atractivo fue menos significativa; lo anterior indica que esta relación está mediada por los rasgos promedio. Sin embargo, no hay evidencia que indique una relación similar en caras de mujeres, lo cual contradice la evidencia que indica que los rasgos promedio son atractivos tanto en caras de hombres como en caras de mujeres.[62]

Entonces, los hallazgos que hemos mencionado indican que las caras promedio son atractivas; pero ¿también es importante preguntarse si la cara más atractiva tiene rasgos promedio? (En otras palabras ¿las caras promedio son óp-

[55] Véase M. Bateson, P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, "Methodological issues in studies of female attractiveness", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Baskingstole, 2007, pp. 46-62; V. Swami, "Methodological and conceptual issues in the science of physical attraction", en F. Columbus (ed.), *Visual perception: New research,* Nova Science Publishers, Nueva York, en producción – b; V. Swami, N. Salem, A. Furnham y M. J. Tovée, "Initial examination of the validity and reliability of the female photographic figure rating scale for body image assessment", *Personality and Individual Differences,* 44, 2008b, pp. 1752-1761.

[56] T. Valentine, S. Darling y M. Donnelly, "Why are average faces attractive? The effect of view and averageness on the attractiveness of female faces", *Psychonomic Bulletin and Review,* 11, 2004, pp. 482-487.

[57] Por ejemplo, véase C. Apicella, A. C. Little y F. Marlowe, "Facial averageness and attractiveness in an isolated population of hunter-gatherers", *Perception,* 36, 2007, pp. 1813-1820.

[58] B. C. Jones, L. M. DeBruine y A. C. Little, "The role of symmetry in attraction to average faces", *Perception and Psychophysics,* 69, 2007, pp. 1273-1277; G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, *supra,* n. 30.

[59] A. J. O'Toole *et al., supra,* n. 53.

[60] *Idem;* G. Rhodes, A. Sumich y G. Byatt, *supra,* n. 30.

[61] H. C. Lie, G. Rhodes y L. W. Simmons, "Genetic diversity revealed in human faces", *Evolution,* 62, 2008, pp. 2473-2486.

[62] G. Rhodes, *supra,* n. 10.

timamente atractivas?)[63] Cabe mencionar en este momento la investigación de Langlois y Roggman.[64] Aunque estos autores hallaron que los compuestos de caras eran más atractivos que las caras individuales, éste no fue el caso en todas las caras. Más bien, algunas de las caras originales, de hombres y mujeres, obtuvieron una calificación mayor que sus compuestos correspondientes. Debido a que las caras individuales tenían menos rasgos promedio que sus compuestos correspondientes, una posible explicación es que algunas desviaciones del promedio son incluso más atractivas que las configuraciones faciales promedio.

Esta especulación recibió el apoyo de Perrett, May y Yoshikawa,[65] quienes encontraron preferencias por algunos rasgos faciales exagerados o extremos. Perrett y sus colegas mostraron que un compuesto, producto de un conjunto de 60 caras de mujeres, era menos atractivo que el compuesto producto del promedio de las 15 mujeres más atractivas del mismo conjunto. Además, el atractivo del compuesto de 15 caras fue mejorado al exagerar las diferencias de forma del compuesto promedio por 50%. La investigación indica que las caras de mujeres muy atractivas son, en cuanto a simetría, muy diferentes a la cara promedio: tienen, por ejemplo, ojos más grandes y bocas más pequeñas que la cara promedio.[66] En consecuencia, algunos investigadores examinaron los efectos del dimorfismo sexual en el atractivo facial.

Dimorfismo sexual facial

Los rasgos faciales que varían entre machos y hembras de una especie son una característica sexual secundaria que generalmente aparece durante la pubertad.[67] Entre estos rasgos podemos encontrar las astas de los ciervos machos, las complejas colas de los pavo reales y los cuernos de los escarabajos rinoceronte. Asimismo, entre hombres, la testosterona estimula el desarrollo de rasgos faciales masculinos (caracterizados por una mandíbula, una barbilla, pómulos y cejas prominentes).[68] De forma paralela, el estrógeno estimula el desarrollo de rasgos faciales femeninos en las mujeres (caracterizados por ojos y labios grandes así

[63] L. M. DeBruine, B. C. Jones, L. Unger *et al.,* "Dissociating averageness and attractiveness: Attractive faces are not always average", *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 33, 2007, p. 1420-1430.

[64] J. H. Langlois y L. A. Roggman, *supra,* n. 48.

[65] D. I. Perrett, K. A. May y Yoshikawa, "Facial shape an judgments of female attractiveness", *Nature,* 368, 1994, pp. 239-242.

[66] Por ejemplo, véase V. S. Johnston y M. Franklin, "Is beauty in the eye of the beholder?", *Ethology and Sociobiology*, 14, 1993, pp. 183-199.

[67] L. G. Farkas, "Age- and sex-related change in facial proportions", en L. G. Farkas e I. R. Munro (eds.), *Anthropometric proportions in medicine,* Charles C. Thomas, Springfield, 1988, pp. 29-56.

[68] J. M. Tanner, *Foetus into man: Physical growth from conception to maturity,* Open Books, Londres, 1978.

como por una nariz y una barbilla pequeñas).[69] Es posible que el dimorfismo sexual sea un indicador de madurez sexual, pues aparece durante la pubertad y puede ser un indicador de las diferencias en la calidad de la pareja.[70]

Por ejemplo, entre machos, la alta concentración de testosterona necesaria para producir y mantener rasgos sexuales secundarios es fisiológicamente costosa; la testosterona suprime las funciones del sistema inmunológico y por lo tanto incrementa la susceptibilidad a enfermedades e infecciones parasitarias.[71] Por lo anterior, sólo los machos de la más alta calidad genética pueden sobrellevar los costos asociados con estos rasgos,[72] que funcionan como señales confiables de inmunocompentencia heredable.[73] Es posible que suceda lo mismo en el caso de rasgos faciales femeninos si grandes concentraciones de estrógeno suprimen de forma similar las funciones del sistema inmune,[74] aunque la feminidad facial podría ser un indicador directo de la historia del equilibrio energético, apropiado para la reproducción, de la mujer.[75] Los rasgos masculinos también se pueden asociar de forma confiable con percepciones de dominación y estatus, que generalmente son deseables y valiosos.[76]

[69] D. H. Enlow, *Facial growth,* WB Saunders, Filadelfia, 1990.

[70] V. S. Johnston y M. Franklin, *supra,* n. 66; D. Symons, *supra,* n. 8; D. Symons, "On the use and misuse of Darwinism in the study of human behaviour", en J. H. Barklow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture,* Oxford University Press, Nueva York, 1992, pp. 137-159; D. Symons, "Beauty is the adaptations of the beholder: The evolutionary psychology of human female sexual attractiveness", en P. R. Abramhamson y S. D. Pinker (eds.), *Sexual nature/Sexual culture,* Chicago University Press, Chicago, 1995, pp. 80-118.

[71] N. Kanda, T. Tsuchida y K. Tamaki, "Testosterone inhibits immunoglobulin production by human peripheral blood mononuclear cells", *Clinical and Experimental Immunology,* 106, 1996, pp. 410-415; C. J. Grossman, "Interactions between the gonadal steroids and the immune system", *Science,* 227, 1985, pp. 257-261.

[72] A. P. Møller, P. Christie y E. Lux, "Parasitism, host immune function, and sexual selection", *Quarterly Review of Biology,* 74, 1999, pp. 3-74; A. Peters, "Testosterone treatments immunosuppressant in superb fairy wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent", *Proceedings of the Royal Society B,* 267, 2000, pp. 883-889; A. Zahavi, "Mate selection: A selection for a handicap", *Journal of Theoretical Biology,* 53, 1975, pp. 205-214.

[73] I. Fölstad y A. J. Karter, "Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap", *American Naturalist,* 139, 1993, pp. 603-622; para aplicaciones en la masculinidad facial humana, véase A. C. Little, B. C. Jones y L. M. DeBruine, *supra,* n. 30; R. Thornhill y S. W. Gangestad, *supra,* n. 44; R. Thornhill y S. W. Gangestad, "Facial attractiveness", *Trends in Cognitive Science,* 3, 1999, pp. 452-460; R. Thornhill y S. W. Gangestad, "Facial sexual dimorphism, developmental stability and susceptibility to disease in men and women", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 131-144.

[74] G. Rhodes, J. Chan, L. A. Zebrowitz y L. W. Simmons, "Does sexual dimorphism in human faces signal health?", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. S93-S95; E. Seli y A. Arici, "Sex steroids and the immune system", *Immunology and Allergy Clinics of North America,* 22, 2002, pp. 407-433.

[75] S. W. Gangestad y G. J. Scheyd, *supra,* n. 39.

[76] D. Buss, "Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures", *Behavioural and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 1-49; A. Mazur, J. Mazur y C. E. Keating, "Military rank attainment of a West Point class effects of cadets' physical features", *American Journal of Sociology,* 90, 1984, pp. 125-150.

Si estas hipótesis son correctas, entonces deberíamos especular que las caras femeninas de las mujeres y las caras masculinas de los hombres reciben calificaciones más altas en cuanto a su atractivo. De hecho, la evidencia parece corroborar esta predicción. Hay numerosas investigaciones que muestran que los rasgos femeninos se perciben como atractivos en caras de mujeres[77] y que los compuestos promedio con rasgos femeninos son preferidos sobre los compuestos con rasgos promedio.[78] Además, al usar técnicas de mutación y de generación de rasgos promedio por computadora, varias investigaciones han mostrado que exagerar la feminidad incrementa el atractivo.[79]

Varias investigaciones también han reportado una relación entre la masculinidad facial masculina y altas calificaciones de atractivo, aunque esta relación es más débil que en el caso de la feminidad.[80] Algunos estudios han sugerido también que los rasgos masculinos exagerados pueden ser atractivos en los rostros varones.[81] Algunas investigaciones reportan que las mujeres tienen una prefe-

[77] Por ejemplo, véase M. R. Cunningham, "Measuring the physical in physical attractiveness: Quasi-experiments on the socio-biology of female facial beauty", *Journal of Personality and Social Psychology,* 59, 1986, pp. 925-935; M. R. Cunningham, A. R. Roberts, A. P. Barbee *et al.,* " 'Their ideas of beauty are, on the whole, the same as ours': consistency and variability in the crosscultural perception of female attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology,* 68, 1995, pp. 261-279; V. S. Johnston y M. Franklin, *supra,* n. 66; V. S. Johnston, R. Hagel, M. Franklin *et al.,* "Male facial attractiveness: Evidence for a hormone-meditated adaptive design", *Evolution and Human Behaviour,* 22, 2001, pp. 251-267; D. Jones y K. Hill, "Criteria of facial attractiveness in five populations", *Human Nature,* 4, 1993, pp. 271-296; N. Koehler, L. W. Simmons, G. Rhodes y M. Peters, "The relationship between sexual dimorphism in human faces and fluctuating asymmetry", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. S223-S226; D. I. Perrett, K. J. Lee, I. Penton-Voak *et al.,* "Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness", *Nature,* 394, 1998, pp. 884-887; G. Rhodes, C. Hickford y L. Jeffery, "Sex-typicality and attractiveness: Are supermale and superfemale faces super-attractive?", *British Journal of Psychology,* 91, 2000, pp. 125-140; G. Rhodes *et al., supra,* n. 74; I. Scott, V. Swami, S. C. Josephson e I. Penton-Voak, "Quality and choice: Context-dependent preferences for facial dimorphism in a rural Malaysian population", *Evolution and Human Behavior,* 2008, pp. 289-299.

[78] D. E. Perrett *et al., supra,* n. 65.

[79] V. S. Johnston *et al., supra,* n. 77; D. I. Perrett *et al., supra,* n. 77; G. Rhodes, C. Hickford y L. Jeffery, *supra,* n. 77; R. Russel, "Sex, beauty, and the relative luminance of facial features", *Perception,* 32, 2003, pp. 1093-1107.

[80] M. R. Cunningham, A. P. Barbee y C. L. Pike, "What do women want? Facialmetric assessment of multiple motives in the perception of male facial physical attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology,* 59, 1990, pp. 61-72; N. Koehler *et al., supra,* n. 77; N. Neave, S. Laing, B. Fink y J. T. Manning, "Second to fourth digit ratio, testosterone and perceived male dominance", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, pp. 2167-2172; A. J. O'Toole, K. A. Deffenbacher, D. Valentine *et al.,* "The perception of face gender: The role of stimulus structure in recognition and classification", *Memory and Cognition,* 26, 1998, pp. 146-160; G. Rhodes *et al., supra,* n. 74; J. E. Scheib *et al., supra,* n. 40.

[81] K. Grammer y R. Thornhill, "Human *(Homo sapiens)* facial attractiveness and sexual selection: The role of symmetry and averageness", *Journal of Comparative Psychology,* 108, 1994, pp. 233-242; I. S. Penton-Voak *et al.,* "Symmetry, sexual dimorphism in facial proportions and male facial attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1617-1623.

rencia por caras de hombres más femeninas,[82] aunque hay discusiones sobre si los compuestos de hombres que se usaron en estos estudios capturaron adecuadamente los rasgos masculinos.[83] De forma similar, varias investigaciones han mostrado que las mujeres prefieren hombres con una mandíbula más pequeña que el promedio;[84] sin embargo, otros investigadores hallaron que una combinación de rasgos tanto masculinos como femeninos es lo más atractivo.[85]

¿Qué explica los hallazgos ambiguos sobre la preferencia de la masculinidad facial? Una posible explicación es que las mujeres prefieren buenos padres que buenas parejas de apareamiento y que la testosterona media la conducta de los hombres en cuanto al esfuerzo por aparearse y la inversión parental.[86] Por ejemplo, se ha relacionado un nivel alto de testosterona con un número alto de parejas sexuales[87] y a un incremento en la probabilidad de tener relaciones sexuales extramaritales.[88] De manera similar, la masculinidad en hombres se asocia con menor inversión de pareja y relaciones pobres entre padres e hijos.[89] Por lo tanto, una estrategia de selección de pareja basada en el dimorfismo facial puede ser costosa para las mujeres: al seleccionar parejas con base en la calidad de los ge-

[82] A. C. Little, D. M. Burt, I. S. Penton-Voak y D. I. Perrett, "Self-perceived attractiveness influences human female preferences for sexual dimorphism and symmetry in male faces", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 39-44; I. S. Penton-Voak, A. Jacobson y R. Trivers, "Populational differences in attractiveness judgments of male and female faces: Comparing British and Jamaican samples", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 355-370; D. I. Perrett *et al., supra,* n. 77; G. Rhodes, *supra,* n. 10; G. Rhodes, C. Hickford y L. Jeffery, *supra,* n. 77.

[83] A. C. Little y P. J. Hancock, *supra,* n. 52; D. A. Meyer y M. W. Quong, "The bio-logic of facial geometry", *Nature,* 397, pp. 661-662; J. P. Swaddle y G. W. Reierson, "Testosterone increases perceived dominance but not attractiveness in human males", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 2285-2289.

[84] D. S. Berry y L. Z. McArthur, "Some components and consequences of a baby face", *Journal of Personality and Social Psychology,* 48, 1985, pp. 312-323; A. C. Little *et al., supra,* n. 82.

[85] M. R. Cunningham *et al., supra,* n. 80.

[86] A. C. Little y H. Mannion, "Viewing attractive or unattractive same-sex individuals changes self-rated attractiveness and face preferences in women", *Animal Behaviour,* 72, 2006, pp. 981-987; A. C. Little *et al., supra,* n. 82; A. C. Little, D. L. Cohen, B. C. Jones y J. Belsky, "Human preferences for facial masculinity change with relationship type and environmental harshness", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 61, 2007, pp. 967-973; I. S. Penton-Voak, A. C. Little, B. C. Jones *et al.,* "Female condition influences preferences for sexual dimorphism in face of male humans *(Homo sapiens)*", *Journal of Computational Psychology,* 117, 2003, pp. 264-271; D. I. Perrett *et al., supra,* n. 77; I. Scott *et al., supra,* n. 77; D. Waynforth, S. Delwadia y M. Camm, "The influence of women's mating strategies on preference for masculine facial architecture", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 409-416.

[87] J. M. Dabbs y R. Morris, "Testosterone, social class and anti-social behaviour in a sample of 4 462 men", *Psychological Science,* 1, 1990, pp. 209-211.

[88] A. Booth y J. M. Dabbs, "Testosterone and men's marriages", *Social Forces,* 72, 1993, pp. 463-477.

[89] A. S. Fleming, C. Corter, J. Stallings y M. Steiner, "Testosterone and prolactin are associated with emotional responses to infant cries in new fathers", *Hormones and Behavior,* 42, 2002, pp. 399-413; T. Julian y P. C. McKenry, "Relationship of testosterone of men's family functioning at mid-life: A research note", *Aggressive Behaviour,* 15, 1989, pp. 281-289; J. R. Roney, K. N. Hanson, K. M. Durante y D. Maestripieri, "Reading men's faces: Women's mate attractiveness judgments track men's testosterone and interest in infants", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 2169-2175.

nes, las mujeres podrían verse obligadas a sacrificar los beneficios potenciales de inversión paterna y de pareja.[90] Esto concuerda con el hallazgo de que la masculinidad facial tiene una relación negativa con la honestidad, la calidad parental y la idoneidad como pareja.[91]

Lo anterior concuerda con el hallazgo de que la preferencia de las mujeres por la masculinidad facial varía a lo largo del ciclo menstrual. Las mujeres muestran una preferencia más fuerte por las caras masculinas en la fase fértil (folicular) del ciclo menstrual que en la fase infértil (lútea).[92] Hay evidencia reciente que también subrayó una relación directa entre hormonas específicas (principalmente estrógeno y testosterona) y la preferencia de las mujeres por rasgos masculinos.[93] Hay evidencia que coincide con estos hallazgos provenientes de investigaciones que muestran que cuando las mujeres están a punto de ovular se sienten atraídas por el olor de hombres simétricos,[94] por voces masculinas y graves,[95] por el andar masculino de algunos hombres[96] y por hombres seguros, intersexualmente competitivos.[97] Este cambio en las preferencias indica que las

[90] Véase M. A. Bellis y R. R. Baker, "Do females promote sperm competition? Data for humans", *Animal Behaviour,* 40, 1990, pp. 997-999.

[91] L. G. Boothroyd, B. C. Jones, D. M. Burt y D. I. Perrett, "Partner characteristics associated with masculinity, health and maturity in faces", *Personality and Individual Differences,* 43, 2007, pp. 1161-1173; D. I. Perrett *et al., supra,* n. 77; véase también recuadro V.4.

[92] D. Danel y B. Pawlowski, "Attractiveness of men's faces in relation to women's phase of menstrual cycle", *Collegium Anthropologicum,* 30, pp. 285-289; B. C. Jones, L. M. DeBruine y A. C. Little, "Adaptation reinforces preferences for attractive faces", *Visual Cognition,* 16, 2008, pp. 849-858; B. C. Jones, L. M. DeBruine, D. I. Perrett *et al.,* "Effects of menstrual cycle phase on face preferences", *Archives of Sexual Behaviour,* 37, 2008, pp. 78-84; A. C. Little, B. C. Jones y R. P. Burriss, "Preferences for masculinity in male bodies change across the menstrual cycle", *Hormones and Behaviour,* 51, 2007, pp. 633-639; A. C. Little, B. C. Jones y L. M. DeBruine, *supra,* n. 30; I. S. Penton-Voak y D. I. Perrett, "Female preference for male faces changes cyclically: Further evidence", *Evolution and Human Behavior,* 21, 2000, pp. 39-48; I. S. Penton-Voak, D. I. Perrett, D. L. Castles *et al.,* "Menstrual cycle after face preference", *Nature,* 399, 1999, pp. 741-742.

[93] J. R. Roney y Z. L. Simmons, "Women's estradiol predicts preference for facial cues of men's testosterone", *Hormones and Behavior,* 53, 2008, pp. 14-19; L. L. M. Welling, B. C. Jones, L. M. DeBruine, "Raised salivary testosterone in women is associated with increased attraction to masculine faces", *Hormones and Behavior,* 52, 2007, pp. 156-161; véase también H. A. Rupp, T. W. James, E. D. Ketterson *et al.,* "Neural activation in women in response to masculinized male faces: Mediation by hormones and psychosexual factors", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 1-10.

[94] S. W. Gangestad y R. Thornhill, "Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men", *Proceedings of the Royal Society B,* 265, 1998, pp. 727-733; C. E. Garver-Apgar, S. W. Gangestad y R. Thornhill, "Hormonal correlates of women's mid-cycle preference for the scent of symmetry", *Evolution and Human Behavior,* 49, 2008, pp. 509-518.

[95] D. A. Puts, "Menstrual phase and mating context affects women's preferences for male voice pitch", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 388-397.

[96] M. P. Provost, N. F. Troje y V. L. Quinsey, "Short-term mating strategies and attraction to masculinity in point-light walkers", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 65-69.

[97] S. W. Gangestad, J. A. Simpson, J. A. Cousins *et al.,* "Women's preferences for male behavioural displays change across menstrual cycle", *Psychological Science,* 15, 2004, pp. 203-207.

RECUADRO V.4. PREFERENCIAS POR EL DIMORFISMO FACIAL ENTRE LOS MATSIGENKA DE LA AMAZONIA PERUANA

Aunque varias investigaciones realizadas en poblaciones occidentales sugieren que la preferencia de las mujeres por el dimorfismo facial es bidireccional (el grado de masculinidad de la pareja elegida varía de acuerdo con la duración de la relación), pocas investigaciones han examinado las mismas preferencias entre poblaciones no occidentales. Esto es importante en tanto que en muchas sociedades tradicionales las reglas culturales ayudan a crear las preferencias de un individuo, particularmente en términos de decisiones parentales sobre la elección de pareja.[a] Por tanto, cualquier investigación sobre la variación en preferencias entre parejas a largo y corto plazo debería considerar las reglas que existen para matrimonios y familias (y otros factores socioculturales similares) que pueden influir en las elecciones de pareja.

En una investigación, Yu, Proulx y Shepard[b] examinaron las preferencias por el dimorfismo facial entre los matsigenka de Perú e incluyeron preferencias parentales en su investigación. Entre los matsigenka, ambos padres tienen una fuerte influencia en la elección de pareja de sus hijas y ponen énfasis en la provisión de comida mediante la caza y la agricultura itinerante. Los resultados de su investigación mostraron que las mujeres usualmente preferían caras más femeninas en sus parejas, lo cual corresponde con otras investigaciones anteriores.[c] Sin embargo, cuando se les pidió calificar las caras de hombres para un yerno, las mujeres prefirieron caras masculinas (o, al menos, no mostraron una preferencia por caras femeninas para ese rol social) y Proulx y Shepard proponen que este resultado se puede explicar en función de la relación entre masculinidad facial y la provisión de recursos, de tal modo que los yernos con caras más masculinas son considerados mejores proveedores. En resumen, se propuso que "las madres e hijas matsigenka podrían no estar de acuerdo en cuanto a la idoneidad de un pretendiente en particular".[d]

[a] S. Beckerman, "Mating and marriage, husbands and lovers: Commentary on Gangestad and Simpson (2000)", *Behavioral and Brain Sciences,* 23, 2000, pp. 590-591.

[b] D. W. Yu, S. R. Proulx y G. H. Shepard, "Masculinity, culture and the paradox of the lek", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 88-107.

[c] Por ejemplo, véase D. I. Perrett, K. J. Lee, I. Penton-Voak *et al.,* "Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness", *Nature,* 394, 1998, pp. 884-887.

[d] D. Yu *et al., supra,* n. b, p. 102.

señales de masculinidad son más valiosas cuando las mujeres son fértiles y, por lo tanto, pueden optimizar los beneficios de una inmunocompentencia heredable. Es decir, estos cambios en las preferencias a lo largo del ciclo menstrual podrían ser el reflejo de la decisión de las mujeres de tomar en cuenta las señales de la condición heredable (buenos genes) cuando son fértiles.[98]

Resumen

En resumen, la evidencia disponible indica que la simetría, los rasgos promedio y las características sexuales secundarias son atractivos tanto para hombres como para mujeres; es posible que la razón sea que actúan como indicadores de la calidad subyacente de una persona.[99] Investigaciones recientes, aún en ciernes, han comenzado a enriquecer estos hallazgos al investigar la transmisión so-

[98] D. I. Perrett, K. J. Lee, I. Penton-Voak *et al., supra,* n. 77.

[99] Indican, entre otras características, buena salud; véase B. Fink e I. S. Penton-Voak, "Evolutio-

cial de preferencias faciales,[100] la mirada y las expresiones faciales[101] y las diferencias individuales en la elección de pareja.[102] En términos de la elección de pareja, por ejemplo, Perrett y sus colegas[103] señalan que los individuos con padres viejos responden de forma más positiva a señales de edad en caras del sexo opuesto que los individuos con padres jóvenes. Otra investigación propuso que el parecido facial incrementa el atractivo de algunas caras,[104] que ver varias caras resulta en una preferencia más fuerte por características que les son comunes a más caras atractivas.[105]

Una ruta de investigación particularmente fructífera en el campo del atractivo facial ha sido la examinación de los efectos de preferencias que dependen de ciertas condiciones y que imitan hallazgos del reino animal.[106] Por ejemplo, algunas investigaciones han mostrado que mujeres que se perciben como particularmente atractivas exhiben una preferencia más fuerte por la masculinidad y la simetría en caras de hombres.[107] Otras investigaciones han mostrado que las mujeres con cuerpos atractivos muestran una preferencia mayor por la masculinidad en la cara de los hombres.[108] Finalmente, es evidente que los rasgos promedio, la simetría y el dimorfismo sexual no son las únicas señales que se usan al hacer juicios sobre el atractivo facial. En investigaciones recientes se ha hecho

nary psychology of facial attractiveness", *Current Directions in Psychological Science,* 11, 2002, pp. 154-158; G. Rhodes, *supra,* n. 10.

[100] Por ejemplo, véase B. C. Jones, L. M. DeBruine, A. C. Little y D. R. Feinberg, "Integrating gaze direction and expression in preferences for attractive faces", *Psychological Science,* 17, 2006, pp. 588-591; B. C. Jones, L. M. DeBruine, A. C. Little *et al.,* "Social transmission of face preferences influences judgments of attractiveness in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007a, pp. 899-903; B. C. Jones, L. M. DeBruine, A. C. Little y D. R. Feinberg, "The valence of experiences with faces influences generalized preferences", *Journal of Evolutionary Psychology,* 1-4, 2007b, pp. 119-130.

[101] Por ejemplo, véase B. C. Jones, L. M. DeBruine, A. C. Little y D. R. Feinberg, *supra,* n. 100; I. S. Penton-Voak y H. Chang, "Attractiveness judgments of individuals vary across emotional expression and movement conditions", *Journal of Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 89-100.

[102] Véase C. A. Conway, B. C. Jones, L. M. DeBruine *et al.,* "Integrating physical and social cues when forming face preferences: Differences among low and high anxiety individuals", *Social Neuroscience,* 1, 2008, pp. 89-95; D. I. Perrett, I. Penton-Voak, A. C. Little *et al.,* "Facial attractiveness judgments reflect learning of parental age characteristics", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 873-880.

[103] D. I. Perrett *et al., supra,* n. 102.

[104] P. M. Buston y S. T. Emlen, "Cognitive processes underlying mate choice: The relationship between self perception and mate preference in Western society", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 110, 2003, pp. 8805-8810; L. DeBruine, "Facial resemblance increases the attractiveness of same-sex faces more than other-sex faces", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. 2085-2090.

[105] B. C. Jones *et al., supra,* n. 92.

[106] T. C. M. Bakker, R. Künzler y D. Mazzi, "Condition-related mate choice in sticklebacks", *Nature,* 401, 1999, p. 234.

[107] A. C. Little y H. Mannion, *supra,* n. 86; A. C. Little *et al., supra,* n. 82.

[108] B. C. Jones, A. C. Little, L. Boothroyd *et al.,* "Women's physical and psychological condition independently predict their preference for apparent health in faces", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 451-457; I. S. Penton-Voak *et al., supra,* n. 82.

hincapié en la importancia de señales como la textura de la piel[109] y la distribución de color en la piel.[110]

Atractivo corporal

Las investigaciones sobre el atractivo facial muestran algunas de las aplicaciones más desarrolladas de la psicología evolucionista en el campo de la belleza humana. A diferencia de estas investigaciones, las que estudian el atractivo corporal, hasta hace poco, carecían del mismo grado de rigor académico y exactitud. Pocas teorías derivadas de la psicología evolucionista demuestran un grado de carencia de rigor tan vasto como la hipótesis del índice cintura/cadera para determinar el atractivo de las mujeres. En esta sección, estudiamos la hipótesis a detalle y mostramos por qué no es verificable al considerar la evidencia. Nuestro objetivo no es describir de forma exhaustiva las teorías de atractivo corporal, sino mostrar cómo una teoría en particular, que ha logrado dominar investigaciones pasadas, es el epítome de teorías inverificables y falaces.[111]

La teoría del índice cintura/cadera

De acuerdo con algunos psicólogos evolucionistas, uno de los principales problemas que nuestros ancestros cazadores-recolectores enfrentaron durante la Edad de Piedra Tardía fue la identificación del valor de una pareja. Para resolver este problema, algunos sostienen que evolucionaron módulos mentales o "mecanismos perceptivos" para detectar y usar información contenida en rasgos fenotípicos para determinar la calidad subyacente de un individuo como pareja potencial. Como se señaló anteriormente, estos indicadores podían incluir desviaciones de la simetría bilateral, rasgos promedio y características sexuales secundarias. En términos del atractivo corporal, se publicó una serie de investigaciones importantes a principios de la década de 1990 que señalaron una característica sexual secundaria en particular como una señal fundamental para hacer juicios sobre el atractivo físico: el índice cintura/cadera.[112]

[109] B. Fink, K. Grammer y R. Thornhill, "Human *(Homo sapiens)* facial attractiveness in relation to skin texture and color", *Journal of Comparative Psychology,* 115, 2001, pp. 92-99.

[110] B. Fink, K. Grammer y P. J. Matts, *supra,* n. 30; B. Fink y P. J. Matts, "The effects of skin colour distribution and topography cues on the perception of female facial age and health", *Journal of the European Academy of Dermatology and Venerology,* 22, 2008, pp. 493-498; B. Fink, P. J. Matts, H. Klingenberg *et al.,* "Visual attention to variation in female facial skin colour distribution", *Journal of Cosmetic Dermatology,* 7, 2008, pp. 155-161.

[111] S. J. Gould, "Evolution: The pleasures of pluralism", *The New York Review of Books,* 1997, pp. 47-52.

[112] D. Singh, "Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio",

Aunque la forma del cuerpo de los niños y niñas antes de la pubertad es similar, las hormonas sexuales (principalmente el estrógeno y la testosterona) regulan el depósito y la utilización de grasa de algunas áreas anatómicas durante la pubertad.[113] En la mayoría de las mujeres, el depósito de grasa (o tejido adiposo) se inhibe en la región abdominal y se estimula en la región gluteofemoral (nalgas y muslos) más que en cualquier otra región del cuerpo. Para la mayoría de los hombres, por otro lado, el depósito de grasa se estimula en la región abdominal y se inhibe en la gluteofemoral.[114] La diferencia en la distribución de grasa entre sexos destaca las diferencias en la forma del cuerpo entre mujeres y hombres; las mujeres usualmente mantienen un índice cintura/cadera (ICC) más bajo que los hombres a lo largo de la vida adulta.[115]

En resumen, hay diferencias entre los sexos en cuanto al patrón de distribución de grasa en función de las hormonas sexuales que influirán en las percepciones del atractivo. Más que esto, Singh[116] propone que el ICC tiene una relación

Journal of Social Psychology, 65, 1993a, pp. 292-307; D. Singh, "Body shape and women's attractiveness. The critical role of waist-to-hip ratio", *Human Nature,* 4, 1993b, pp. 297-321; D. Singh, "Is thing really beautiful and good? Relationship between waist-to-hip ratio (WHR) and female attractiveness", *Personality and Individual Differences,* 16, 1994a, pp. 123-132; D. Singh, "Waist-to-hip ratio and judgments of attractiveness and healthiness of females figures by male and female physicians", *International Journal of Obesity,* 18, 1994b, pp. 731-737; D. Singh, "Body fat distribution and perception of desirable female body shape by young black men and women", *International Journal of Eating Disorders,* 1, 1994c, pp. 289-294; D. Singh, "Female health attractiveness and desirability for relationships: Role of breast asymmetry and WHR", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995a, pp. 465-481; D. Singh, "Female judgment of male attractiveness and desirability for relationships: Role of waist-to-hip ratio and financial status", *Journal of Social Psychology,* 69, 1995b, pp. 1089-1101; D. Singh y S. Luis, "Ethnic and gender consensus for the effect of waist-to-hip ratio on judgments of women's attractiveness", *Human Nature,* 6, 1995, pp. 51-65; D. Singh y R. Koung, "Body weight, waist-to-hip ratio, breasts and hips: Role in judgments of female attractiveness and desirability for relationships", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995, pp. 483-507.

[113] M. LaVelle, "Natural selection and developmental sexual variation in the human pelvis", *American Journal of Physical Anthropology,* 98, 1995, pp. 59-72; A. Leong, "Sexual dimorphism of the pelvic architecture: A struggling response to destructive and parsimonious forces by natural and mate selection", *McGill Journal of Medicine,* 9, 2006, pp. 61-66.

[114] P. Björntorp, "Adipose tissue distribution and function", *International Journal of Obesity,* 15, 1991, p. 1991; P. Björntorp, "Body fat distribution, insulin resistance and metabolic disease", *Nutrition,* 13, 1997, pp. 795-803; M. Rebuffé-Scrive, "Metabolic differences in deposits", en C. Bouchhard y F. E. Johnston (eds.), *Fat distribution during growth and later health outcomes,* Alan R. Liss, Nueva York, 1988, pp. 163-173; M. Rebuffé-Scrie, "Neuroregulation of adipose tissue: Molecular and hormonal mechanisms", *International Journal of Obesity,* 15, 1991, pp. 83-86.

[115] P. R. M. Jones, M. J. Hunt, T. P. Brown y N. G. Norgan, "Waist to hip circumference ratio and its relation to age and overweight in British men", *Human Nutrition: Clinical Nutrition,* 40, 1986, pp. 239-247; D. J. Lanska, M. J. Lanska, A. J. Hartz y A. A. Rimm, "Factors influencing anatomical location of fat tissue in 52 953 women", *International Journal of Obesity,* 9, 1985, pp. 29-38; B. Marti, J. Toumilehto, V. Saloman *et al.,* "Body fat distribution in the Finnish population: Environmental determinants and predictive power for cardiovascular risk factor level", *Journal of Epidemiological Community Health,* 45, 1991, pp. 131-137.

[116] D. Singh, 1993a, *supra,* n. 112.

confiable con la salud y la fertilidad en las mujeres y, por lo tanto, a lo largo de la evolución, los hombres han evolucionado para usar el ICC como un indicador de la aptitud subyacente de las mujeres. En particular, Singh reunió una gran cantidad de evidencia para demostrar que las mujeres con índices bajos tienen una vida más saludable (es decir, tienen una menor incidencia de trastornos cardiovasculares y cáncer de mama y de ovarios) y una mayor fertilidad (es decir, ciclos menstruales regulares y una probabilidad alta de concebir y embarazarse de forma exitosa). Lo anterior le permitió a Singh concluir que las mujeres con un índice cintura/cadera bajo eran menos susceptibles a varias enfermedades y más fértiles.

En la historia evolutiva, por lo tanto, al buscar parejas con índices bajos (y, por lo tanto, más fértiles) y al aparearse con ellas, los hombres probablemente mejoraron su propio éxito reproductivo. Algunos sostienen que los hombres contemporáneos también usan este método para evaluar el atractivo de una mujer; ya sea porque tienen los mismos módulos mentales que gobiernan la conducta que sus ancestros[117] o porque sigue existiendo la relación entre un índice bajo y la salud o fertilidad (véase, sin embargo, recuadro v.5). De acuerdo con lo anterior, Singh cree que sería posible cambiar sistemáticamente la evaluación de los hombres sobre el atractivo de las mujeres si se manipula el índice cintura/cadera de las mismas.

Para poner esta idea a prueba, Singh[118] desarrolló una serie de 12 dibujos de la figura femenina que variaron sistemáticamente con respecto del peso corporal y el ICC (véase figura v.4). En una serie de experimentos con estos dibujos, Singh[119] describió una correlación negativa entre el ICC y la calificación de atractivo de las mujeres. Es decir, los dibujos con índices bajos (usualmente 0.70) se consideraron más atractivos y las calificaciones bajaron conforme se incrementó el ICC. Aunque el peso corporal también tuvo un efecto dentro de la misma categoría de peso, las figuras con un índice más bajo obtuvieron mejores calificaciones que las otras figuras dentro de los mismos grupos.

Usando la serie original de dibujos de Singh, la preferencia por índices bajos se ha reproducido con participantes de los Estados Unidos,[120] Gran Bretaña[121] y Alemania.[122] Singh[123] proporcionó más evidencia cuando analizó los índices de cintura/cadera de las modelos en los desplegables de *Playboy* y de las ganadoras

[117] Por ejemplo, véase D. Buss, *supra,* n. 8.

[118] D. Singh, 1993a, *supra,* n. 112; D. Singh, 1993b, *supra,* n. 112.

[119] *Idem.;* D. Singh, 1994c, *supra,* n. 112; D. Singh y S. Luis, *supra,* n. 112.

[120] D. Singh, 1994c, *supra,* n. 112.

[121] A. Furnham, T. Tan y C. McManus, "Waist-to-hip ratio and preferences for body shape: A replication and extension", *Personal and Individual Differences,* 22, 1997, pp. 539-549.

[122] R. Henss, "Waist-to-hip ratio and attractiveness: Replication and extension", *Personality and Individual Differences,* 19, 1995, pp. 479-488.

[123] D. Singh, 1995b, *supra,* n. 112.

RECUADRO V.5. ¿LOS ÍNDICES CINTURA/CADERA BAJOS TIENEN RELACIÓN CON MEJOR SALUD Y FERTILIDAD?

El elemento fundamental de la hipótesis del índice cintura/cadera (ICC) del atractivo de las mujeres es la afirmación de que existe una relación entre un ICC bajo y una mejor salud y fertilidad.[a] En términos de salud, por ejemplo, Singh[b] reunió varias investigaciones que mostraban que un ICC bajo tenía relación con tasas elevadas de mortandad[c] y una menor incidencia de trastornos cardiovasculares, diabetes adulta, hipertensión, cáncer de endometrio, mama y ovarios y enfermedades de la vesícula biliar.[d] La evidencia disponible, sin embargo, es mucho más equívoca de lo que tradicionalmente se reconoce.

En primer lugar, las investigaciones que muestran una relación entre un ICC bajo y una mejor salud usualmente se han realizado en mujeres posmenopáusicas, que no tienen los mismos patrones de enfermedades que las mujeres que vivieron durante la Edad de Piedra Tardía.[e] Otras investigaciones hacen hincapié en la naturaleza compleja de interpretar la relación entre el ICC y la salud. Por ejemplo, dos investigaciones independientes observaron que la circunferencia de la cadera y la cintura se relacionan de forma independiente (y de forma opuesta) a factores de riesgo como niveles altos de insulina, lo cual sugiere que los efectos independientes de estas medidas de contorno se confunden cuando se estudia el ICC.[f] Así, otros han demostrado que la circunferencia de la cintura por sí misma es un mejor indicador del riesgo cardiovascular que el índice cintura/cadera.[g]

De forma similar, en términos de la relación entre el índice de cintura/cadera y fertilidad, Singh[h] informó que (entre otras cosas) las mujeres con índices más altos tienen ciclos menstruales irregulares[i] y una menor probabilidad de concebir cuando el ICC es mayor a 0.80.[j] Es importante señalar, sin embargo, que algunos autores han cuestionado la validez de confiar en estas investigaciones para sostener que el índice cintura/cadera es un rasgo adaptativo. Wetsman,[k] por ejemplo, señala que la diferencia en ICC entre mujeres que tuvieron dificultades para embarazarse y mujeres que no tuvieron estas dificultades en la investigación de Kaye y sus colegas[l] fue de 0.838 contra 0.840. Esta diferencia fue significativa a nivel estadístico porque la investi-

[a] D. Singh, "Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio", *Journal of Social Psychology,* 65, 1993a, pp. 292-307.

[b] D. Singh, 1993a, *supra,* n. a; D. Singh, "Universal allure of the hourglass figure: An evolutionary theory of female physical attractiveness", *Clinics in Plastic Surgery,* 33, 2006, pp. 359-370.

[c] P. Björntorp, "Fat cell distribution and metabolism", en J. Wurtman y J. J. Wurtman (eds.), *Human Obesity,* New York Academy of Sciences, Nueva York, 1987, pp. 66-72.

[d] A. R. Folsom, S. A. Kaye, T. A. Sellers *et al.,* "Body fat distribution and 5-year risk of death in older women", *Journal of the American Medical Association,* 269, 1993, pp. 483-487; Z. Huang, W. C. Willet y G. A. Colditz, "Waist circumference, waist hip ratio, and risk of breast cancer in the Nurses Health Study", *American Journal of Epidemiology,* 150, pp. 1316-1324; A. Misra y N. Vikram, "Clinical and pathophysiological consequences of abdominal adiposity and abdominal adipose tissue depots", *Nutrition,* 19, 2003, pp. 456-457.

[e] S. B. Eaton, S. B. Eaton III y M. J. Konner, "Paleolithic nutrition revisited: A twelve-year retrospective on its nature and implications", *European Journal of Clinical Nutrition,* 51, 1997, pp. 207-216.

[f] J. Bigaard, K. Frederiksen, A. Tjonneland *et al.,* "Waist and hip circumferences and all-cause mortality: Usefulness of the waist-to-hip ratio?", *International Journal of Obesity,* 28, 2004, pp. 741-747; J. C. Seidell, L. Perusse, J. P. Despres y C. Bouchard, "Waist and hip circumferences have independent and opposite effects of cardiovascular disease risk factor: The Quebec Family Study", *American Journal of Clinical Nutrition,* 74, 2001, pp. 315-321.

[g] M. E. Lean, T. S. Han y C. E. Morrison, "Waist circumference as a measure for indicating need for weight management", *British Medical Journal,* 311, 1995, pp. 158-161.

[h] D. Singh, 2006, *supra,* n. b.

[i] C. Moran, E. Hernández, J. E. Ruiz *et al.,* "Upper body obesity and hyperinsulinemia are associated with anovulation", *Gynecologic and Obstetric Investigation,* 47, 1999, pp. 1-5.

[j] S. A. Kaye, A. R. Folsom, R. J. Prineas y S. M. Gapstur, "The association of body fat distribution with lifestyle and reproductive factors in a population study of postmenopausal women", *International Journal of Obesity,* 14, 1990, pp. 583-591; P. Wass, U. Waldenstrom, S. Rossner y D. Hellberg, "An android body fat distribution in females impairs the pregnancy rate of in-vitro fertilisation-embryo transfer", *Human Reproduction,* 12, 1997, pp. 2057-2060; B. M. Zaadstra, J. C. Seidell, P. A. van Noord *et al.,* "Fat and female fecundity: Prospective study of effect of body fat distribution on conception rates", *British Medical Journal,* 306, 1993, pp. 484-487.

[k] A. F. Wetsman, *Within- and between-sex variation in human mate choice: An evolutionary perspective,* University of California, tesis de doctorado en producción, Los Ángeles, 1998.

[l] S. A. Kaye *et al., supra,* n. j.

gación incluyó más de 40 000 mujeres, pero como lo señala Freese,[m] "la importancia que puede tener para los mecanismos de preferencia de pareja es dudoso, especialmente porque la diferencia promedio parece ser mucho más pequeña de lo que un hombre puede percibir".

Asimismo, no todas las investigaciones comprueban la relación entre índices bajos y mejor fertilidad. Así, algunas investigaciones no registran una relación significativa entre el ICC y los ciclos ovulatorios[n] o entre el ICC y la probabilidad de concebir.[o] Lassek y Gaulin[p] señalan que, a la fecha, se ha investigado muy poco sobre la forma en que un ICC bajo podría mejorar la fertilidad. En lugar de esto, Lassek y Gaulin sostienen que el ICC podría tener una relación con la disponibilidad de reservas críticas de grasa necesarias para sustentar el desarrollo cerebral del feto y del infante, lo cual resulta en una mejor habilidad cognitiva.

Nuestro propósito en este cuadro no es refutar toda la evidencia que sugiere una relación entre ICC bajos y fertilidad o salud. Más bien, queremos señalar que es importante tener presente que las investigaciones médicas disponibles aún no han proporcionado resultados inequívocos, lo cual dificulta establecer una relación direccional o causal entre el ICC y el tipo de vida que una persona pueda tener. Queda claro que cuando los investigadores sólo seleccionan algunas investigaciones, es fácil concluir simplemente que un ICC bajo incrementa la salud y la fertilidad. En realidad, la evidencia es mucho más contradictoria y difícil de interpretar.[q]

[m] J. Freese, *What should sociobiology do about Darwin? Evaluating some potential contributions of sociobiology and evolutionary psychology to sociology,* tesis de doctorado, University of Indiana, Indiana, 2000, p. 329.

[n] Por ejemplo, M. H. A. van Hooff, F. J. Voorhorst, M. B. H. Kaptein y R. A. Hirasing, "Endocrine features of polycystic ovary syndrome in a random population sample of 14-16 year old adolescents", *Human Reproduction,* 14, 1999, pp. 2223-2229; M. H. A. van Hooff, F. J. Voorhorst, M. B. H. Kaptein *et al.,* "Insulin, androgen, and gonadotropin concentrations, body mass index, and waist to hip ratio in the first years after menarche girls with regular menstrual cycles, irregular menstrual cycles, or oligomenorrhea", *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism,* 85, 2000a, pp. 1394-1400; M. H. A. van Hooff, F. J. Voorhorst, M. B. H. Kaptein *et al.,* "Polycystic ovaries in adolescents and the relationship with menstrual cycle patterns, luteinizing hormone, androgens, and insulin", *Fertility and Sterility,* 74, 2000b, pp. 49-58.

[o] M. J. C. Eijkemans, B. A. Imani, A. G. M. Mulders *et al.,* "High singleton live birth rate following classical ovulation induction in normogonadotrophic anovulatory infertility", *Human Reproduction,* 18, 2003, pp. 2357-2362.

[p] W. D. Lassek y S. J. C. Gaulin, "Waist-hip ratio and cognitive ability: Is gluteofemoral fat a privileged store of neurodevelopmental resources?", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 26-34.

[q] V. Swami, *Evolutionary psychology and the study of human physical attractiveness: The influence of body weight and shape across cultures,* tesis de doctorado, University College London, 2005; V. Swami, "The waist-to-hip ratio hypothesis of women's attractiveness: Time to let go?", *European Human Behaviour and Evolution Conference,* Montpellier, 5 de abril de 2008.

del concurso Miss Estados Unidos a lo largo del tiempo. En particular, Singh sostiene que el índice de cintura/cadera fue consistentemente bajo, lo cual se tomó como evidencia clara de una preferencia (resultado de la evolución) por índices bajos.[124] Es decir, las mujeres en los desplegables de *Playboy* y las ganadoras de Miss Estados Unidos, en general, tuvieron un ICC dentro del "rango atractivo" que corresponde a lo que los hombres entienden como atractivo.

En resumen, Singh[125] sostiene que para ser considerada atractiva, una mujer debe tener un índice cintura/cadera bajo y estar dentro del rango normal de peso corporal. Es importante señalar que Singh[126] cree que el ICC es un "primer filtro, que automáticamente excluiría a mujeres enfermizas o con una capacidad re-

[124] D. Buss, 1999, *supra,* n. 8.
[125] D. Singh, 1993a, *supra,* n. 112.
[126] *Ibid.,* p. 304.

productiva baja". Es decir, al elegir pareja, un hombre sólo tomará en cuenta características como el atractivo facial, el tono de la piel o el peso corporal una vez que una mujer pasa el filtro "culturalmente invariable" del índice cintura/cadera bajo. En términos generales, se puede resumir la hipótesis del ICC en cuatro principios:

1. Hay un módulo mental o un mecanismo perceptivo en el cerebro de los hombres que gobierna la preferencia por índices bajos.
2. La preferencia por índices bajos evolucionó entre los hombres ancestrales

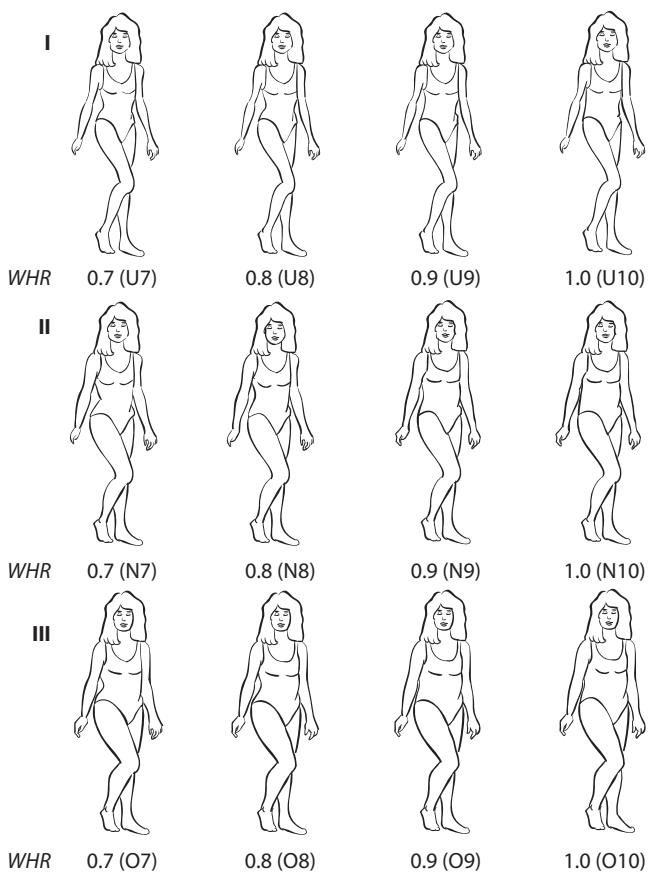


Figura v.4. *La serie original de dibujos de Singh, en los que varía el índice cintura/cadera en cuatro niveles (columnas: 0.7, 0.8, 0.9, 1.0) y el peso corporal varía en tres niveles (filas: peso bajo, peso normal, sobrepeso).*

Fuente: D. Singh, "Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio", *Journal of Social Psychology,* 65, 1993a, pp. 292-307; D. Singh, "Body shape and women's attractiveness. The critical role of waist-to-hip ratio", *Human Nature,* 4, 1993b, pp. 297-321. Usado con el permiso de Devendra Singh.

y se heredó a generaciones subsecuentes de hombres (supuestamente por medio de alguna forma de herencia genética).
3. El índice actúa como un "primer filtro" porque es el primer indicador en el que se basan los juicios sobre el atractivo de las mujeres.
4. La preferencia por un índice bajo es universal, lo cual indica una constancia tanto temporal como transcultural en la preferencia por un ICC bajo.

En las siguientes secciones del presente capítulo estudiaremos cada uno de los principios anteriores con mayor detalle (aunque no en un orden particular). Así, mostraremos que no tienen una base sólida sobre evidencia empírica y explicaremos por qué aún son polémicos.

¡Muéstrame el módulo!

Una importante limitación de la hipótesis del índice cintura/cadera del atractivo femenino proviene de la idea de que hay módulos mentales en el cerebro de los hombres que gobiernan la preferencia por un ICC bajo. A la fecha, no tenemos evidencia sólida de la existencia de tales módulos y la existencia del módulo que percibe el ICC está basada casi por completo en especulación de la modularidad mental.[127] Además, parece ya una práctica normal inferir la existencia de un módulo para el ICC *a posteriori,* basándose en evidencia que demuestra la preferencia por índices bajos.

Para estar seguros, se ha presentado evidencia que sugiere que podría haber regiones del cerebro utilizadas particularmente en la percepción de la cara,[128] la percepción del movimiento biológico[129] y el procesamiento de información pertinente al cuerpo.[130] En términos de este último, investigaciones con imagen por resonancia magnética funcional (IRMf) han mostrado que el área corporal extraestriada (EBA, ubicada bilateralmente en el surco temporal inferior o giro tem-

[127] Véase L. Cosmides y J. Tooby, "From function to structure: The role of evolutionary biology and computational theories in cognitive neuroscience", en M. Gazzaniga (ed.) *The cognitive neurosciences,* MIT Press, Cambridge, 1995, pp. 1199-1210; para discusiones, véase D. J. Buller, *Adapting minds: Evolutionary psychology and the persistent quest for human nature,* MIT Press, Cambridge, 2005; V. Swami, "Evolutionary psychology: 'New science of the mind' or 'Darwin fundamentalism'?", *Historical Materialism,* 15, 2007b, pp. 105-136.

[128] Por ejemplo, M. J. Farah, "Is face recognition 'special'? Evidence form neuropsychology", *Behavior and Brain Research,* 76, 1996, pp. 181-189.

[129] Por ejemplo, véase R. Blake y M. Shiffrar, "Perception of human motion", *Annual Review of Psychology,* 58, 2006, pp. 47-73; A. Puce y D. Perrett, "Electrophysiology and brain imaging of biological motion", *Philosophical Transaction of the Royal Society B,* 358, 2003, pp. 435-445.

[130] Por ejemplo, véase M. V. Peelen y P. E. Downing, "Selectivity for the human body in the fusiform gyrus", *Journal of Neurophysiology,* 93, 2005, pp. 803-808.

poral medio) y el área corporal fusiforme (FBA, ubicada en el giro fusiforme) responden de forma marcada y selectiva a imágenes estáticas de cuerpos humanos y partes del cuerpo, pero sólo responden de forma débil a caras y objetos.[131]

Por ejemplo, se ha mostrado que estas regiones cerebrales responden de forma selectiva a siluetas corporales o dibujos con líneas de la figura humana, lo cual sugiere cierta abstracción en el procesamiento visual.[132] Además, el EBA y el FBA se activan como respuesta a la iluminación, desde tres puntos, del movimiento humano y la respuesta de estas regiones es mayor para animales no humanos que para objetos, lo cual sugiere que se activan por estímulos con partes corporales similares al cuerpo humano.[133]

Debido a la evidencia de las regiones cerebrales involucradas en el proceso de percepción de la información particular del cuerpo, se puede sugerir que un módulo mental para la percepción del ICC existe en el EBA o el FBA. Desde nuestro punto de vista, sin embargo, esta conjetura sería precipitada. En primer lugar, parece poco probable que el FBA o el EBA respondan de forma selectiva a una región corporal como el ICC, que es difícil de distinguir de otras regiones corporales cercanas, como el abdomen. Parece más probable que la activación de estas regiones cerebrales sea más fuerte al percibir regiones corporales más fáciles de distinguir (como las manos o los pies) o representaciones completas del cuerpo humano.

Es también importante señalar que la hipótesis del ICC requiere que el módulo mental que gobierna las preferencias relacionadas con el ICC exista sólo en el cerebro de los hombres. Sin embargo, a la fecha, nada sugiere que el EBA o el FBA tengan respuestas selectivas particulares en el cerebro de los hombres. En otras palabras, no hay evidencia que sostenga la conjetura de que hay diferencias entre hombres y mujeres en cuanto a la respuesta de las regiones cerebrales a imágenes estáticas del cuerpo humano o partes de éste. En resumen, no hay (cuando menos hoy en día) evidencia sólida de la existencia de un módulo mental en el cerebro de los hombres que gobierne las preferencias por ICC bajos. Hasta que se pueda presentar evidencia de la existencia de tal módulo, uno de los cuatro principios de la hipótesis del ICC permanecerá tambaleante.

[131] *Idem;* R. Schwarzlose, C. Baker y N. Kanwisher, "Separate face and body selectivity on the gusiform gyrus", *Journal of Neuroscience,* 25, 2005, pp. 11055-11059; para un recuento, véase M. V. Peelen y P. E. Downing, "The neural basis of visual body perception", *Nature Reviews: Neuroscience,* 8, 2007, pp. 636-648.

[132] P. E. Downing, Y. Jiang, M. Shuman y N. Kanwisher, "A cortical area selective for visual processing of the human body", *Science,* 293, 2001, pp. 2470-2473; M. V. Peelen y P. E. Downing, *supra,* n. 130; M. V. Peelen, A. J. Wiggett y P. E. Downing, "Patterns of fMRI activity dissociate overlapping functional brain areas that respond to biological motion", *Neuron,* 49, 2006, pp. 815-822.

[133] M. V. Peelen *et al., supra,* 2006, n. 132; P. E. Downing, A. W. Chan, M. V. Peelen *et al.,* "Domain specificity in visual cortex", *Cerebral Cortex,* 16, 2006, pp. 1453-1461.

Pruebas cruciales de validez

Desde que se postuló la hipótesis del ICC, a principios de la década de los noventa, su validez se ha puesto a prueba en numerosas ocasiones. Varias investigaciones han ayudado a sustentar la noción de que hay una preferencia masculina por ICC bajos; estas investigaciones han usado como estímulos dibujos con líneas[134] o con manipulación de imágenes de individuos reales, generadas artificialmente.[135] En el campo de la manipulación de imágenes, por ejemplo, Henss diseñó una investigación con fotografías frontales que incluían la cara y los senos de distintas mujeres con ICC alterados por computadora. Para cada fotografía se crearon dos versiones del ICC usando técnicas de mutación: en una de las imágenes se estrechó la cintura (produciendo un ICC más bajo) y en la otra se ensanchó la cintura (produciendo un ICC más alto). Usando estos estímulos, Henss produjo evidencia que reafirmaba el razonamiento de Singh de que los ICC bajos se percibían como más atractivos.

El beneficio claro de la técnica de Henss es que los investigadores pudieron manipular el ICC con cierta precisión, lo cual aseguró que la variación resultante era suficiente para afectar los juicios sobre el atractivo. Además, se asumió en estas investigaciones que cualquier variación en los juicios sobre el atractivo tendría que ser causada por la manipulación del ICC, pues no se introdujo ninguna otra variable.[136] Sin embargo, confiar en estas conjeturas es problemático, princi-

[134] Por ejemplo, véase C. A. Forestell, T. M. Humphrey y S. H. Stewart, "Involvement of body weight and shape factors in ratings of attractiveness by women: A replication and extension of Tassinary and Hansen (1998)", *Personality and Individual Differences,* 36, 2004, pp. 295-305; R. E. K. Freedman, M. M. Carter, T. Sbrocco y J. J. Gray, "Ething differences in preferences for female weight and waist-to-hip ratio: A comparison of African-American and White American college and community samples", *Eating Behaviors,* 5, 2004, pp. 191-198; A. Furnham, M. Dias y A. McClelland, "The role of body weight, waist-to-hip ratio, and breast size in judgments of female attractiveness", *Sex Roles,* 34, 1998, pp. 311-326; A. Furnham, M. Lavancy y A. McClelland, "Waist-to-hip ratio and facial attractiveness", *Personality and Individual Differences,* 30, 2001, pp. 491-502; A. Furnham, J. Moutafi y P. Baguma, "A cross-cultural study on the role of weight and waist-to-hip ratio on judgments of women's attractiveness", *Personality and Individual Differences,* 32, 2002, pp. 729-745; R. D. Gray, M. Heaney y S. Fairhall, "Evolutionary Psychology and the challenge of adaptive explanation", en K. Sterelny y J. Fitness (eds.), *From mating to mentality: Evaluating evolutionary psychology,* Psychology Press, Londres, 2003, pp. 247-268; C. N. Markey, B. Tinsley, A. J. Ericksen *et al.,* "Preadolescent's perception of female's body size and shape: Evolutionary and social learning perspective", *Journal of Youth and Adolescence,* 31, 2002, pp. 137-147.

[135] Por ejemplo, R. Henss, "Waist-to-hip ratio and female attractiveness: Evidence from photographic stimuli and methodological considerations", *Personality and Individual Differences,* 28, 2000, pp. 502-513; S. A. Streeter y D. McBurney, "Waist-to-hip ratio and attractiveness: New evidence and a critique for a 'critical test'", *Evolution and Human Behaviour,* 24, 2003, pp. 88-89.

[136] D. H. McBurney y S. A. Streeter, "Waist-to-hip ratios and female attractiveness: Comparing apples, oranges, and pearls", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Basingstoke, Palgrave Macmillan, 2007, pp. 15-28.

palmente por la falta de validez ecológica asociada con estas series de estímulos y por la manera en que se midió el ICC en estas investigaciones.

En primera instancia, los dibujos con líneas y otros estímulos similares se han criticado por su falta de validez ecológica;[137] es decir, no logran capturar por completo el rango de variación corporal que se puede percibir en figuras reales y puede simplificar demasiado la forma en que se hacen los juicios sobre el atractivo. En varias investigaciones se ha sugerido que los dibujos sólo son aproximaciones toscas de la realidad y que estas "personas de papel" no reflejan la realidad de forma adecuada.[138] Los resultados de investigaciones de señales faciales, por ejemplo, sugieren que los dibujos de caras hechos con líneas producen juicios muy diferentes a los que producen las fotografías faciales de las que se derivaron los dibujos[139] y las investigaciones sobre imágenes corporales sugieren que los participantes tienen dificultades para relacionar dibujos con los cuerpos reales que les corresponden.[140] Incuso cuando se han usado imágenes fotográficas de gente real,[141] la manipulación extrema de un atributo puede provocar que la persona en la imagen se perciba como poco realista o inverosímil.[142]

En un campo similar, la mayoría de las investigaciones sobre la hipótesis del ICC asumen, de forma errónea, que la varianza en imágenes de dos dimensiones captura de forma precisa el rango de señales visuales disponibles en dimensiones tridimensionales.[143] En particular, el ICC de imágenes de dos dimensiones sólo se puede cuantificar como la distancia entre un lado de la cintura y la cadera y el otro lado, no como la circunferencia real. Sin embargo, sólo la circunferencia real se ha relacionado con buena salud y fertilidad. En otras palabras, el ICC verdadero es el índice que se ha relacionado con mejor aptitud, mientras que el ICC medido en dos dimensiones sólo es una de las posibles señales visuales de esta mejora.[144] La conjetura inherente en varias investigaciones de que estas dos medidas son equivalentes o idénticas es errónea. Toveé y Cornelissen[145] mostraron que las dos medidas de ICC están relacionadas pero únicamente de forma

[137] L. G. Tassinary y K. A. Hansen, "A critical test of the waist-to-hip ratio hypothesis of female physical attractiveness", *Psychological Science,* 9, 1998, pp. 150-155.

[138] V. Swami, *supra,* 2007a, n. 1; V. Swami y A. Furnham, "The science of attraction", *Psychologist,* 19, 2006, pp. 362-365; L. G. Tassinary y K. A. Hansen, *supra,* n. 137.

[139] H. Leder, "Line drawings of faces reduce configural processing", *Perception,* 25, 1996, pp. 355-366.

[140] K. N. Parkinson, M. J. Tovée y E. M. Cohen-Tovée, "Body shape perceptions of preadolescent and young adolescent children", *European Eating Disorders Review,* 6, 1998, pp. 126-135.

[141] S. A. Streeter y D. McBurney, *supra,* n. 135.

[142] M. Bateson, P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, *supra,* n. 55.

[143] *Idem.*

[144] V. Swami, *Evolutionary psychology and the study of human physical attractiveness: The influence of body weight and shape across cultures,* tesis de doctorado, University College London, *2005.*

[145] M. J. Tovée y P. L. Cornelissen, "Female and male perceptions of female physical attractiveness in front-view and profile", *British Journal of Psychology,* 92, 2001, pp. 391-402.

muy pobre ($r = 0.60$). Además, no queda del todo claro si las medidas de ICC en dos dimensiones son suficientemente precisas. Furnham y Reeves,[146] por ejemplo, proponen que Singh calculó de forma errónea el ICC de sus dibujos, posiblemente por la dificultad de medir en dos dimensiones lo que naturalmente es un rasgo tridimensional. En este sentido, la confusión entre las dos formas posibles de medir el ICC pudo ocasionar una sobreestimación del papel que desempeña el ICC en el atractivo físico.

Lo anterior nos lleva al problema metodológico de las investigaciones sobre la hipótesis del ICC: concretamente, el problema de la covarianza en la morfología humana. Como se señaló anteriormente, la conjetura que ha particularizado estas investigaciones es que cuando se manipulan los estímulos, se piensa que otras características físicas permanecen constantes (véase recuadro V.6). Esto, sin embargo, es erróneo: la evidencia reunida sugiere que los dibujos y las fotografías en las que se ha manipulado el ICC también han modificado accidentalmente el peso corporal.[147] En otras palabras, cuando las figuras se modifican al alterar el ancho del torso, no sólo se altera el ICC sino el peso corporal aparente, lo cual imposibilita concluir si los cambios en las calificaciones de atractivo fueron producto del ICC, del peso corporal o de ambos.[148] Casi todas las primeras investigaciones sobre la hipótesis del ICC tenían este error, lo cual sugiere que la importancia atribuida al ICC fue un producto de la covarianza del ICC y el peso corporal.[149]

Para investigar la importancia relativa del peso corporal y el ICC en la percepción del atractivo de las mujeres, Tovée y sus colegas diseñaron una nueva serie de estímulos que consisten en imágenes reales de mujeres, en las que se midió el índice de masa corporal IMC y el ICC (véase la figura V.5). En sus análisis, tanto el IMC como el ICC resultaron pronosticadores significativos de las calificaciones de atractivo de las mujeres, pero el IMC fue el pronosticador más importante.[150] Es cierto que en varias investigaciones el IMC generalmente fue respon-

[146] A. Furnham y E. Reeves, "The relative influence of facial noeteny and waist-to-hip ratio on judgements of female attractiveness and fecundity", *Psychology, Health and Medicine,* 11, 2006, pp. 129-141.

[147] M. J. Tovée y P. L. Cornelissen, *supra,* n. 145.

[148] *Idem;* M. J. Tovée, D. S. Maisey, J. L. Emery y P. L. Cornelissen, "Visual cues to female physical attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 211-218; M. J. Tovée, S. Mason, J. Emery *et al.,* "Supermodels: Stick insects of hourglasses?", *Lancet,* 350, 1997, pp. 1474-1475; M. J. Tovée, S. Reinhardt, J. Emery y P. Cornelissen, "Optimum body-mass index and maximum sexual attractiveness", *Lancet,* 352, 1998, p. 548.

[149] M. Bateson, P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, *supra,* n. 55; P. L. Cornelissen, M. J. Tovée y M. Bateson, "Patterns of subcutaneous fat deposition and the relationship between body mass index and waist-to-hip ratio: Implications for models of physical attractiveness", *Journal of Theoretical Biology,* 256, 2008, pp. 343-350.

[150] M. J. Tovée y P. L. Cornelissen, *supra,* n. 145; M. J. Tovée *et al.,* 1998, *supra,* n. 148; M. J. Tovée *et al., supra,* 1999, n. 148.

RECUADRO V.6. LAS LECCIONES DEL ÍNDICE CINTURA/CADERA APLICADAS EN OTRAS INVESTIGACIONES

El problema de la covarianza entre rasgos fenotípicos manipulados no se limita a los estímulos de ICC. Por ejemplo, Swami, Einon y Furnham[a] sugieren que la proporción pierna/torso (que es la medida de la proporción del largo de las piernas en relación con el torso, incluyendo la cabeza) puede tener un papel importante en los juicios de atractivo porque es posible que este rasgo sea un indicador de buena salud en hombres y mujeres. Para poner esta idea a prueba, Swami, Einon y Furnham les presentaron a sus participantes cinco dibujos de hombres y mujeres, respectivamente, en el que variaba la proporción entre piernas y torso. Encontraron que las mujeres con piernas relativamente más largas se consideraron más atractivas que las mujeres con piernas más cortas. En contraste, los hombres con piernas relativamente más cortas se consideraron más atractivos.[b]

Una limitación importante de esta investigación fue que la manipulación de esta proporción resultó en alteraciones perceptuales en características como la musculatura del torso, el largo de los brazos y el tamaño de la entrepierna.[c] En una investigación más reciente, Sorokowski y Pawlowski[d] usaron siluetas de figuras de hombres y mujeres; reportaron una preferencia por los rangos medios y altos de la proporción piernas/torso tanto en hombres como mujeres. Lamentablemente, los estímulos que usaron Sorokowski y Pawlowski también tienen poca validez ecológica porque sus estímulos, dibujados a mano, mostraron variaciones entre ellos (es decir, presentaban diferencias en cuanto a la postura de la cabeza). La última investigación ha empezado a usar programas de gráficos de computadora para diseñar mejores series de estímulos,[e] pero el mensaje para los investigadores queda claro: los problemas metodológicos limitan las inferencias que se pueden hacer sobre el proceso de atracción y sugieren, cuando menos, que las conclusiones pasadas no son completamente válidas.

[a] V. Swami, D. Einon y A. Furnham, "An investigation of the leg-to-body ratio as a human aesthetic criterion", *Body Image: An international Journal of Research,* 3, 2006, pp. 317-323.

[b] Para un análisis detallado, véase V. Swami, D. Einon y A. Furnham, "The cultural significance of leg-to-body ratio preferences? Evidence from Britain and rural Malaysia", *Asian Journal of Social Psychology,* 10, 2007, pp. 265-269.

[c] V. Swami, "Methodological and conceptual issues in the science of physical attraction", en F. Columbus (ed.), *Visual perception: New research,* Nova Science Publishers, Nueva York, en producción – b.

[d] P. Sorokowski y B. Pawlowski, "Adaptive preferences for leg length in a potential partner", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 86-91.

[e] Por ejemplo, véase V. Swami, D. A. Frederick, M. Hadji-Michael y A. Furnham, "The influence of leg-to-body ratio on judgments of attractiveness", manuscrito en revisión, 2009d.

sable de más de 70% de la varianza en calificaciones de atractivo, mientras que el ICC sólo fue responsable por un poco más de 2 por ciento.[151]

Es importante señalar que estos resultados no se pueden entender como el producto de la serie de estímulos, pues hay señales de la forma del cuerpo que son pronosticadores más importantes del atractivo de los hombres que el peso corporal cuando imágenes similares son calificadas por mujeres.[152] Además, los resultados de las calificaciones del atractivo de mujeres permanecieron estables

[151] M. J. Tovée y P. L. Cornelissen, *supra,* n. 145; M. J. Tovée *et al.,* 1998, *supra,* n. 148; M. J. Tovée *et al.,* 1999, *supra,* n. 148; M. J. Tovée, P. Hancock, S. Mahmoodi *et al.,* "Human female attractiveness: Waveform analysis of body shape", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 2205-2213; véase también K. L. Smith, M. J. Tovée, P. J. B. Hancock *et al.,* "An analysis of body shape attractiveness based on image statistics: Evidence of dissociation between expressions of preference and shape discrimination", *Visual Cognition,* 15, 2007, pp. 1-27.

[152] D. M. Maisey, E. L. E. Vale, P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, "Characteristics of male attractiveness for women", *Lancet,* 353, 1999, p. 1500.

cuando se presentaron de perfil[153] y aun cuando se usaron distintos diseños metodológicos y estímulos.[154] Por ejemplo, las investigaciones que usaron imágenes tridimensionales de mujeres encontraron evidencia congruente con la hipótesis de que el peso corporal es el pronosticador dominante del atractivo de las mujeres.[155] Estos resultados no son exclusivos de culturas occidentales: investigaciones transculturales que usaron metodologías similares o idénticas han mostrado que el peso corporal es más importante que el ICC al explicar la varianza en calificaciones de atractivo (de hecho en muchas sociedades tradicionales el ICC no aparece como un pronosticador significativo del atractivo de las mujeres).[156]

En resumen, entonces, estas investigaciones cuestionan la sugerencia de que el ICC actúa como un primer filtro del atractivo de las mujeres. De hecho, investigaciones afines han demostrado que el tamaño de los senos,[157] el origen étnico

[153] M. J. Tovée y P. L. Cornelissen, *supra,* n. 145.

[154] R. M. Puhl y F. J. Boland, "Predicting female physical attractiveness: Waist-to-hip ratio versus thinness", *Psychology, Evolution and Gender,* 3, 2001, pp. 27-46; J. M. B. Wilson, D. A. Tripp y F. J. Boland, "The relative contributions of waist-to-hip ratio and body mass index to judgments of attractiveness", *Sexualities, Evolution and Gender,* 7, 2005, pp. 245-267.

[155] J. Fan, F. Liu, J. Wu y W. Dai, "Visual perception of female physical attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. 347-352; J. T. Fan, "The volume-height index as a body attractiveness index", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and socio-cultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 29-45; K. L. Smith, P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, "Color 3D bodies and judgments of human female attractiveness", *Evolution and Human behavior,* 28, 2007, pp. 48-54.

[156] Por ejemplo, véase I. Scott, G. R. Bentley, M. J. Tovée *et al.,* "An evolutionary perspective on male preferences for female body shape", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 65-87; V. Swami y M. J. Tovée, "Female physical attractiveness in Britain and Malaysia: A cross-cultural study", *Body Image,* 2, 2005a, pp. 115-128; V. Swami y M. J. Tovée, "Differences in attractiveness preferences between observers in low and high resource environments in Thailand", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007a, pp. 149-160; V. Swami y M. J. Tovée, "Perceptions of female body weight and shape among indigenous and urban Europeans", *Scandinavian Journal of Psychology,* 48, 2007b, pp. 43-50; V. Swami y M. J. Tovée, "The relative contribution of profile body shape and weight to judgments of women's physical attractiveness in Britain and Malaysia", *Body Image: An International Journal of Research,* 4, 2007c, pp. 391-396; V. Swami, N. Antonakopoulos, M. J. Tovée y A. Furnham, "A critical test of the waist-to-hip ratio hypothesis of female physical attractiveness in Britain and Greece", *Sex Roles,* 54, 2006a, pp. 201-211; V. Swami, D. Knight, M. J. Tovée *et al.,* "Perception of female body size in Britain and the South Pacific", *Body Image: An International Journal of Research,* 4, 2007a, pp. 219-223; V. Swami, F. Neto, M. J. Tovée y A. Furnham, "Preference for female body weight and shape in three European countries", *European Psychologist,* 12, 2007b, pp. 220-227; V. Swami, G. Henderson, D. Custance y M. J. Tovée, "A cross-cultural investigation of men's judgments of female body weight in Britain and Indonesia", manuscrito en revisión, 2009a; M. J. Tovée, A. Furnham y V. Swami, "Healthy body equals beautiful body? Changing perceptions of health and attractiveness with shifting socioeconomic status", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Basingstoke, Palgrave Macmillan, 2007; M. J. Tovée, V. Swami, A. Furnham y R. Mangalparsad, "Changing perceptions of attractiveness as observers are exposed to a different culture", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 443-456; véase también recuadro v.7.

[157] A. Furnham y V. Swami, "Perceptions of female buttocks and breast size in profile", *Social Behavior and Personality,* 35, 2007, pp. 1-8.

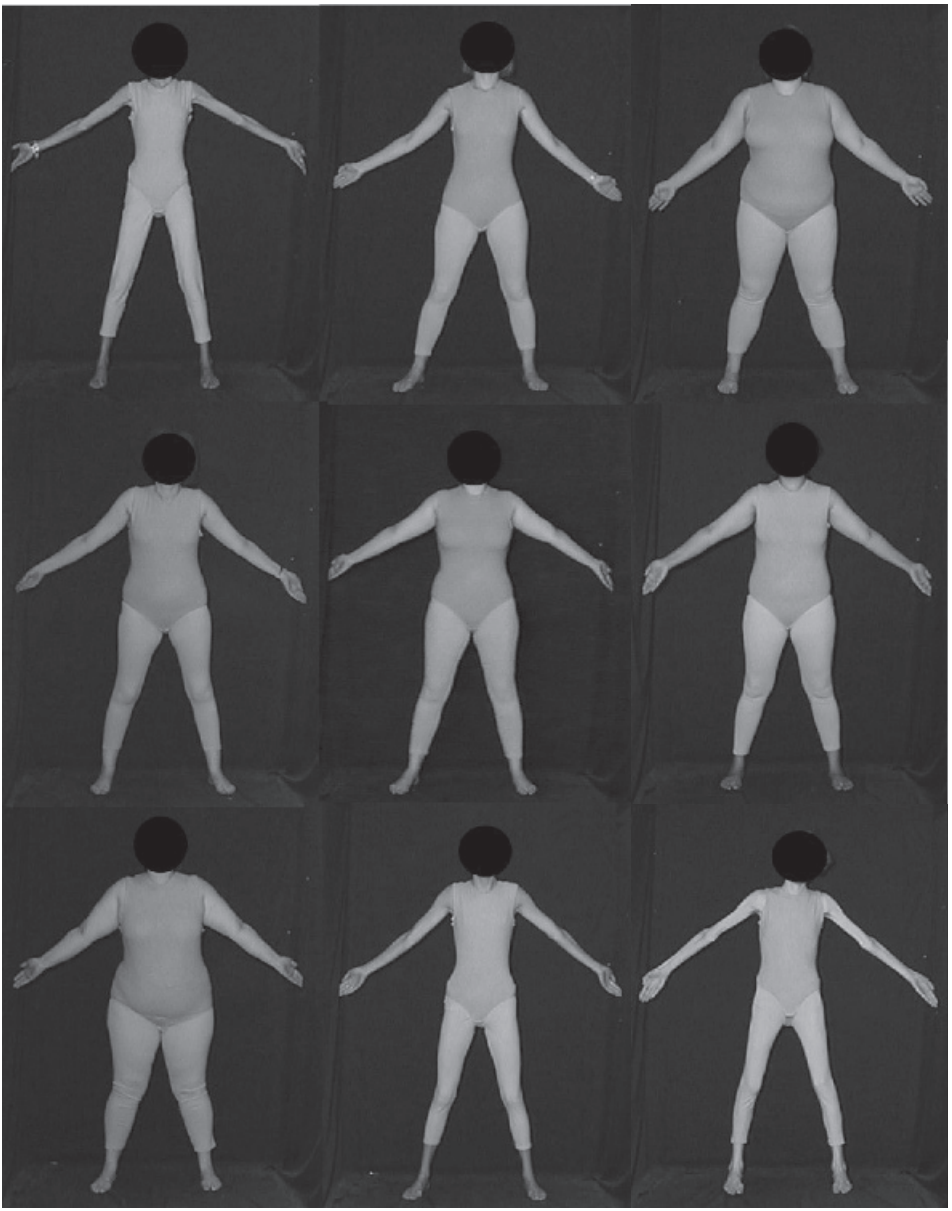


Figura v.5. *Ejemplos de imágenes usadas en investigaciones de Tovée y sus colegas.* Las imágenes que se reproducen aquí no tienen un orden particular.

Fuente: Imágenes usadas con el permiso de Martin Tovée.

RECUADRO V.7. ¿A LAS MUJERES LES IMPORTA EL ÍNDICE CINTURA/CADERA?

Casi toda la información obtenida sobre la importancia del índice cintura/cadera (ICC) para juicios de atractivo se ha enfocado en calificaciones del sexo opuesto hechas por hombres y se ha puesto poca atención a la autoevaluación de las mujeres y a la relevancia del ICC en su autopercepción. Queda claro que la mayoría de las investigaciones sugieren que la insatisfacción de las mujeres en cuanto a sus propios cuerpos tiene una relación dominante con el peso corporal (tanto el real como el percibido),[a] aunque en parte esto se puede explicar como una insatisfacción por el tamaño de la parte inferior del torso.[b] Para evaluar la relevancia del ICC en la autopercepción de las mujeres, Mussap[c] pidió a sus participantes que hicieran una prueba de trastornos alimenticios y que proporcionaran una medida de su ICC y peso corporal ideal (subjetivo), y de su ICC y peso corporal real (objetivo).

Los resultados de este estudio mostraron que las medidas de ICC no tenían una relación significativa con la presencia o la gravedad de síntomas psicológicos o conductuales relacionados con trastornos alimenticios. Además, aunque las mujeres que reportaron una preocupación por su ICC tenían síntomas de trastornos alimenticios, esta relación no fue independiente del nivel de preocupación por el peso corporal (lo cual sugiere que la insatisfacción relacionada con síntomas de trastornos alimenticios se debe al peso corporal y no al ICC como tal). En resumen, al parecer cuando las mujeres tratan de cambiar su cuerpo no lo hacen por su ICC, posiblemente porque no lo consideran tan flexible como su peso corporal.

[a] Por ejemplo, véase D. A. Frederick, L. A. Peplau y J. Lever, "The swimsuit issue: Correlates of body image in a sample of 52 677 heterosexual adults", *Body Image,* 4, 2006, pp. 413-419.

[b] S. M. Bailey, J. P. Goldberg, W. C. Swap *et al.,* "Relationships between body dissatisfaction and physical measurements", *International Journal of Eating Disorders,* 9, 1990, pp. 457-461.

[c] A. Mussap, "Waist-to-hip ratio and unhealthy body change in women", *Sex Roles,* 56, 2006, pp. 33-43.

RECUADRO V.8. LA BELLEZA NO SÓLO ES EXTERIOR

Muchas de las investigaciones sobre el atractivo físico se han basado, al menos de forma tácita, en la noción de que la belleza no es interior; la idea de que la mejor forma de entender la belleza humana es al nivel de rasgos físicos. A diferencia de lo anterior, sin embargo, un corpus creciente de estudios ha sugerido que la belleza es una característica multifacética que debería incluir variables de atractivo dinámico, como la habilidad de conversar, el lenguaje corporal y el sentido del humor.[a]

Una variable psicológica importante que varios investigadores han estudiado es la influencia de la información de la personalidad sobre las percepciones del atractivo físico. Por ejemplo, investigaciones tempranas mostraron que ciertas dimensiones de la personalidad, en particular la extroversión y la exhibición, se asociaban de forma positiva con calificaciones de atractivo en primeros encuentros.[b] En una investigación reciente, Kniffin y Wilson mostraron cómo la percepción del atractivo físico (basándose en evaluaciones de individuos conocidos en anuarios de la preparatoria) se vio influida por la familiaridad y por lo que sabían los participantes sobre los individuos en términos de sus rasgos no físicos. En otras investigaciones, algunos autores mostraron que en grupos enfocados en ciertas tareas la "percepción del atractivo físico se basó en

[a] Por ejemplo, véase L. A. Jensen-Campbell, W. G. Graziano y S. G. West, "Dominance, prosocial orientation, and female preferences: Do nice guys really finish last?", *Journal of Personality and Social Psychology,* 68, pp. 427-440; N. Li, J. Bailey y D. T. Kenrick, "The necessities and luxuries of mate preferences: Testing the tradeoffs", *Journal of Personality and Social Psychology,* 82, 2002, pp. 947-955; D. E. Lundy, J. Tan y M. R. Cunningham, "Heterosexual romantic preferences: The importance of humor and physical attractiveness for different types of relationships", *Personal Relationships,* 5, 1998, pp. 311-325; para un análisis, véase V. Swami y A. Furnham, *The psychology of phisycal attraction,* Routledge, Londres, 2008a, cap. 9.

[b] Por ejemplo, véase E. Riggio, H. S. Friedman y M. R. DiMatteo, "Nonverbal greetings: Effects of the situation and

rasgos que no se pueden detectar sólo mediante la apariencia física".[c]

Otras investigaciones han examinado el efecto de presentar información sobre la personalidad de forma conjunta con las imágenes de ciertos individuos. Gross y Crofton[d] hicieron que sus participantes calificaran el atractivo de individuos con base en un perfil que contenía información física y de la personalidad. Estos autores mostraron que tanto el atractivo de las personas como sus perfiles influyeron en las calificaciones de atractivo físico. En otra investigación, los participantes calificaron el atractivo de fotografías de personas del sexo opuesto, después participaron en una tarea cuyo objetivo era distraerlos y luego volvieron a evaluar las fotos, pero esta vez las fotos estaban acompañadas por información sobre la personalidad, a veces favorecedora y a veces desagradable.[e] Los resultados mostraron que la información positiva sobre la personalidad produjo cambios significativos en la calificación del atractivo físico, de tal forma que los modelos en las imágenes se percibieron como deseables, como amigos y parejas.

Tres investigaciones recientes han utilizado diseños similares para examinar la influencia de la información de la personalidad en percepciones del tamaño del cuerpo. Swami, Greven y Furnham[f] le presentaron a sus participantes dibujos con líneas que variaban en cuanto a la forma y el peso del cuerpo, así como dos niveles de información de la personalidad (extraversión contra introversión). Los autores informaron que, aunque se observó un efecto independiente en cada una de las tres variables, las variables también interactuaron para determinar el atractivo físico de la figura. De forma similar, basándose en la Countour Drawing Figure Rating Scale (CDFRS), Fisak, Tantleff-Dunn y Peterson[g] mostraron que los participantes califican un gran rango de tamaños corporales como atractivos si las figuras femeninas se asocian con una personalidad positiva, en comparación con figuras asociadas con una personalidad negativa o sin personalidad.

Finalmente, un estudio examinó la influencia de la información sobre la personalidad en la percepción del atractivo físico de un rango de tamaños corporales femeninos.[h] Una muestra de más de 2 000 hombres se acomodó de forma aleatoria en 10 grupos en los que recibieron información sobre la personalidad (polos opuestos del modelo de los Cinco Grandes factores de personalidad) de las mujeres que evaluaron (un grupo de control no recibió información de la personalidad de las mujeres). Al controlar el tamaño corporal y la edad, los autores no encontraron una diferencia significativa entre los 10 grupos en cuanto a qué mujeres recibieron las calificaciones más altas entre los participantes. Sin embargo, los participantes que recibieron información positiva sobre la personalidad percibieron a un rango más amplio de tamaños corporales como atractivos físicamente en comparación con el grupo de control, mientras que los participantes que recibieron información negativa sobre la personalidad calificaron como atractivas a un rango más angosto de tamaños corporales. Al tomar todos estos resultados en cuenta, la evidencia parece sugerir que la belleza, en realidad, no sólo es exterior.

personality", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 7, 1981, pp. 682-689.

[c] K. M. Kniffin y D. S Wilson, "The effect of non-physical traits on the perception of physical attractiveness: Three naturalistic studies", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, p. 98.

[d] A. E. Gross y C. Crofton, "What is good is beautiful", *Sociometry,* 40, 1977, pp. 85-90.

[e] Lewandowski, Aron y Gee, *Personal Relationships,* 2007.

[f] V. Swami, C. Greven y A. Furnham, "More than just skin-deep? A pilot study integrating physical and non-physical factors in the perception of physical attractiveness", *Personality and Individual Differences,* 42, 2007, pp. 563-572.

[g] B. Fisak Jr., S. Tantleff-Dunn y R. D. Peterson, "Personality information: Does it influence attractiveness ratings of various body sizes?", *Body Image,* 4, 2007, pp. 213-217.

[h] V. Swami, A. Furnham, T. Chamorro-Premuzic *et al.,* "More than skin deep? Personality information influences men's ratings of the attractiveness of women's body sizes", *Journal of Social Psychology,* en producción.

percibido,[158] la circunferencia de la cintura por sí misma[159] y la profundidad abdominal[160] afectan de forma más significativa la varianza en calificaciones de atractivo que el ICC. En general, hay muchas preguntas importantes (que no se han resuelto) sobre la medida en que las percepciones de la belleza humana están guiadas por filtros (como en el modelo del ICC) y sobre el papel de la relación contextualizada entre preceptos elementales (es decir, físicos) y otras actitudes (es decir, atracción no física; véase recuadro V.8) que finalmente forman una percepción total de los individuos.[161]

Constancia temporal

Una tercera debilidad de la hipótesis del ICC es el principio de la constancia temporal en la preferencia por índices bajos, que tiene su origen en poblaciones ancestrales. Para empezar, es muy poco probable que la preferencia de los hombres ancestrales haya sido por ICC bajos. Las poblaciones humanas ancestrales habitaron contextos ambientales caracterizados por la escasez de comida y en estas situaciones los individuos que pudieran incrementar rápidamente su masa corporal (incluyendo la obesidad troncal o ICC más altos) tendrían ventajas en términos de salud y, posiblemente, de fertilidad.[162] Es posible que los "genes ahorradores", que promueven la rápida obesidad abdominal, hayan incrementado los índices de supervivencia en periodos de escasez de nutrición.[163] De hecho, la tendencia a tener ICC altos en condiciones en las que los patrones alimenticios son cambiantes es una característica común de todas las poblaciones cazadoras-recolectoras que existen hoy en día.[164]

[158] V. Swami, J. Jones, D. Enion y A. Furnham, "Men's preferences for women's profile waist-to-hip ratio, breast size and ethnic group in Britain and South Africa", *British Journal of Psychology,* 100, 2009b, pp. 313-325.

[159] J. K. Rilling, T. L. Kaufman, E. O. Smith *et al.,* "Abdominal depth and waist circumference as influential, determinants of human female attractiveness", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 21-31; M. Rozmus-Wrzesinska y B. Pawlowski, "Men's rating of female attractiveness are influenced more by changes in female waist size compared with changes in hip size", *Biological Psychology,* 68, 2005, pp. 299-308.

[160] J. K. Rilling *et al., supra,* n. 159.

[161] Para un análisis, véase K. L. Johnson y L. G. Tassinary, "Interpersonal metaperception: The importance of compatibility in the aesthetic appreciation of bodily cues", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 159-184; V. Swami y A. Furnham, *supra,* n. 2; los capítulos IV y X del presente volumen.

[162] L. E. P. Wood, "Obesity, waist-to-hip ratio and hunter-gatherers", BJOG: *An International Journal of Obstetrics and Gynaecology,* 113, 2006, pp. 1110-1116.

[163] L. Groop, "Genetics of the metabolic syndrome", *British Journal of Nutrition,* 83, 2000, pp. S39-S48.

[164] Por ejemplo, véase P. Clastres, "The Guayaki", en M. Biccheri (ed.), *Hunters and gatherers to-*

Este razonamiento concuerda con información arqueológica de las "estatuillas de Venus" de la Edad de Piedra Tardía.[165] Éstas son pequeñas estatuillas que representan mujeres obesas con ICC extremos;[166] están caracterizadas por caderas y nalgas robustas y extremidades cortas.[167] En general, las estatuillas (como la Venus de Laussel o la Venus de Willendorf) tienen cuerpos voluminosos y parecen elipsoides esféricos. Debido a que las condiciones de vida durante la Edad de Piedra Tardía eran extremadamente difíciles (caracterizadas por escasez de recursos y estrés nutricional) parece poco probable que estas estatuillas representen el estado normal de las mujeres durante este periodo.[168] Más bien, es probable que estas estatuillas tuvieran una connotación sexual o económica.[169]

Por ejemplo, algunas investigaciones sostienen que las estatuillas de Venus no son diosas de fertilidad, sino representaciones de mujeres reales idolatradas por su obesidad.[170] Lo anterior puede ser corroborado por el hecho de que sólo en el torso se aprecian detalles; las estatuillas no tienen cara, tienen brazos muy pequeños y no tienen pies.[171] Además, debido a que se han encontrado, desde Francia hasta Siberia, numerosos ejemplos de este tipo de estatuillas femeninas con características similares, se puede decir que existió algún tipo de sistema compartido de percepción de un tipo particular de mujeres en este periodo de la historia evolutiva.[172]

Sin importar cuál es su característica más relevante, estas estatuillas son importantes porque sugieren que es poco probable que nuestros ancestros de la Edad de Piedra Tardía hayan idealizado ICC bajos. Huelga decir que, como en el caso de otras estatuas y representaciones artísticas, es difícil determinar con seguridad cuál fue su propósito original.[173] Sin embargo, debido a que es poco probable que fueran aberraciones y debido a que se originaron en el periodo en

day, Holt, Rinehart and Winston, Nueva York, 1972, pp. 138-174; C. Junshi, T. C. Campbell, L. Junyao y R. Peto, *Diet, life-style and mortality in China,* Oxford University Press, Oxford, 1990; J. H. O'Keefe y L. Cordain, "Cardiovascular disease resulting from a diet and lifestyle at odds with our Paleolithic genome: How to become a 21st-century hunter-gatherer", *Mayo Clinic Proceedings,* 79, 2004, pp. 101-108; F. M. Salzano y S. M. Callegari-Jacques, *South American Indians: A case study in evolution,* Clarendon Press, Oxford, 1988.

165 V. Swami, *supra,* n. 1.

166 L. Passemard, *Les statuettes fémenines Paléolithiques dites Vénus stéatopyges,* Teissier, Nimes, 1938.

167 J. Jelínek, *The pictorial encyclopedia of the evolution of man,* Hamlyn, Londres, 1975.

168 P. Graziosi, *Paleolithic art,* McGraw Hill, Nueva York, 1960.

169 J. Jelínek, *supra,* n. 167; A. Leroi-Gourhan, *The art of prehistoric man in Western Europe,* Thames & Hudson, Londres, 1968; P. J. Ucko, "The interpretation of prehistoric anthropomorphic figurines", *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland,* 92, 1962, pp. 38-54.

170 N. K. Sandars, *Prehistoric art in Europe,* Penguin Books, Baltimore, 1968.

171 P. C. Rice, "Prehistoric Venuses: Symbols of motherhood or womanhood?", *Journal of Anthropological Research,* 37, 1982, pp. 402-414.

172 J. Jelínek, *supra,* n. 167.

173 V. Swami, *supra,* n. 1.

RECUADRO V.9. LA MANIPULACIÓN DEL ICC EN ESCULTURAS Y PINTURAS FAMOSAS

Otra forma de examinar las preferencias por los ICC es observar el efecto de la manipulación de la forma del cuerpo en representaciones no vivientes de la figura humana, como en pinturas y esculturas. Por ejemplo, se ha sugerido que, a pesar de los cánones estéticos que corresponden a cada lugar, muchos artistas de distintas culturas y generaciones han representado a mujeres con ICC en el rango saludable y fértil.[a] Es decir, a pesar de las diferencias en gustos locales, las condiciones culturales y los factores económicos, casi todas las culturas y generaciones comparten la noción de que el ICC bajo es saludable y, por lo tanto, atractivo. Así, Singh y sus colegas midieron el ICC de unas 300 esculturas provenientes de la India, Egipto, Grecia y algunas tribus africanas y encontraron un alto grado de similitud en las representaciones del ICC en los cuatro grupos culturales.

Un problema de esta investigación, como lo señala Swami,[b] es que en distintos grupos y épocas históricas, las figuras y esculturas se han usado por razones diferentes; algunas veces tienen poco que ver con gustos y cánones estéticos. Swami usa el ejemplo de la *Venus de Milo,* posiblemente una de las estatuas más famosas en la historia del arte, que tiene un ICC "atractivo" desde el punto de vista de la psicología evolucionista, para mostrar que hubo distintos significados históricos, religiosos y sociales asociados con la estatua. Por lo anterior es imposible determinar si realmente se consideró un ejemplo de belleza ideal en tiempos ancestrales. En pocas palabras, las estatuas y esculturas antiguas pudieron tener funciones distintas a las que los psicólogos evolucionistas les han atribuido hoy en día.

En otra investigación, Swami y sus colegas[c] alteraron digitalmente el ICC de mujeres en pinturas y esculturas famosas para crear tres imágenes por cada estímulo (la original, una con ICC menor y otra con ICC mayor) (véase figura V.6). Si la hipótesis del ICC para explicar el atractivo de las mujeres fuera correcta, se podría pronosticar que las pinturas y esculturas con el ICC más bajo recibirían las mejores calificaciones en cuanto a estética y atractivo.[d] En su investigación, sin embargo, Swami y sus colegas encontraron que tanto hombres como mujeres consideraron que las originales (y a veces las imágenes con el ICC mayor) eran las más estéticas. En resumen, los autores proponen que no hay una preferencia discernible por ICC bajos; más bien, sostienen que las pinturas y esculturas originales demostraron la "configuración estética óptima" que incrementa el atractivo estético.

[a] D. Singh, M. Davis y P. Randall, "Fluctuating ovulation: Lower WHR, enhanced self-perceived attractiveness, and increased sexual desire", investigación presentada en la reunión de la Human Evolution and Behaviour Society, Londres, 13-17 de junio de 2000.

[b] V. Swami, *The missing arms of Venus de Milo: Reflections on the science of physical attractiveness,* The Book Guild, Brighton, 2007a.

[c] V. Swami, N. Grant, A. Furnham e I. C. McManus, "Perfectly formed? The effect of manipulating the waist-to-hip ratios of famous paintings and sculptures", *Imagination, Cognition and Personality,* 27, 2008f, pp. 4-62.

[d] Véase R. Henss, "Waist-to-hip ratio and female attractiveness: Evidence from photographic stimuli and methodological considerations", *Personality and Individual Differences,* 28, 2000, pp. 502-513.

el que, según algunos psicólogos evolucionistas, se formó la arquitectura de la mente humana, su existencia constituye una debilidad de la hipótesis del ICC.

De modo similar, la evidencia de la constancia temporal de la preferencia por un ICC bajo sustentada en el análisis de las modelos de los desplegables de *Playboy* y los concursos de Miss Estados Unidos, tampoco es convincente.[174] Por ejemplo, Freese y Meland[175] señalan que el rango de ICC de las modelos de *Playboy*

[174] M. Voracek y M. L. Fisher, "Shapely centrefolds? Temporal change in body measures: Trend analysis", *British Medical Journal,* 325, 2002, pp. 1447-1448.

[175] J. Freese y S. Meland, "Seven-tenths incorrect: Heterogeneity and change in the waist-to-hip ratios of *Playboy* centrefold models and Miss America pageant winners", *Journal of Sex Research,* 39, 2002, pp. 133-138.

Figura v.6. *Ejemplos de imágenes usadas en la investigación de V. Swami, N. Grant, A. Furnham e I. C. McManus, "Perfectly formed? The effect of manipulating the waist-to-hip ratios of famous paintings and sculptures",* Imagination, Cognition and Personality, *27, 2008f, pp. 4-62. La imagen en el centro es la original (*La bañista *de Bouguerau), la imagen de la izquierda es la versión alterada digitalmente con un* ICC *bajo y la imagen de la derecha es la versión alterada digitalmente con un* ICC *alto.*

y las ganadoras de Miss Estados Unidos es mucho más amplio de lo que se dijo en un principio; los rangos angostos que registró Singh[176] no toman en cuenta a la mayoría de las mujeres. Freese y Meland señalan, por ejemplo, que las ganadoras del concurso de Miss América presentaron ICC con un rango de 0.61 a 0.78, mientras que el rango de las modelos en los desplegables de *Playboy* era aún mayor (0.53 a 0.79). Además, al examinar el ICC de las participantes de Miss Estados Unidos y de las modelos de *Playboy* a lo largo del tiempo, estos autores se percataron de que el ICC ha cambiado.[177]

Lo anterior concuerda con la evidencia que muestra que la figura idealizada de la belleza corporal femenina, cuando menos en Occidente, ha cambiado a lo largo del tiempo.[178] Por ejemplo, Swami, Gray y Furnham midieron casi 30 desnudos femeninos representados en pinturas del pintor flamenco Peter Paul Ru-

[176] D. Singh, 1995b, *supra,* n. 112.

[177] J. Freese y S. Meland, *supra,* n. 175.

[178] Para un análisis, véase R. M. Calogero, M. Boroughs y J. K. Thompson, "The impact of Western beauty ideals on the lives of women: A sociocultural perspective", en V. Swami y A. Furnham

bens, considerado uno de los artistas más importantes del siglo XVII, cuyas modelos regordetas se convirtieron en la definición de sensualidad exuberante de la pintura barroca (y que generaron el término *rubenesco*).[179] Al tomar las medidas de las modelos de Rubens, mostraron que el rango de ICC de las mujeres era muy variable, pero en general los ICC son mucho más grandes de lo que se considera atractivo en el esquema de la psicología evolucionista. Cabe aclarar que el gusto de Rubens no era idiosincrático; es decir, la evidencia disponible sugiere que la mujer "ideal" de los siglos XVII y XVIII en Europa era regordeta, incluso con sobrepeso, al compararse con los estándares actuales.[180] En resumen, estas investigaciones sugieren que la figura femenina preferida ha cambiado de forma notable a lo largo del tiempo (véase también recuadro V.9).

Preferencias transculturales y dentro de una cultura

Debido a que un principio fundamental de la hipótesis del ICC es que evolucionó en poblaciones ancestrales, los psicólogos evolucionistas han investigado ampliamente las preferencias de distintos grupos de cazadores-recolectores contemporáneos que tienen condiciones de vida similares a las de nuestros ancestros. A diferencia de las limitaciones de los dibujos con líneas que hemos analizado, la mayoría de las investigaciones en poblaciones de cazadores-recolectores han reportado una preferencia por ICC femeninos altos, más que por los bajos. Yu y Shepard,[181] por ejemplo, usando dibujos con líneas originales, registraron que los matsigenka de Perú ordenaron las figuras primero de mayor a menor peso corporal y después las ordenaron de ICC más alto a más bajo. Estos autores también lograron demostrar que la preferencia por ICC bajos varió en función del contacto que estas poblaciones habían tenido con la cultura occidental; se observó que la preferencia de hombres matsigenka occidentalizados era igual a la de los hombres en los Estados Unidos.

De manera similar, Wetsman y Marlowe[182] mostraron que el ICC no tiene efecto sobre la preferencia de los hadza de Tanzania. A los hadza se les mostraron varios dibujos de mujeres y se les pidió que las ordenaran de acuerdo con su

(eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 259-298; V. Swami, *supra,* n. 1.

[179] V. Swami, M. Gray y A. Furnham, "The female nude in Rubens: Disconfirmatory evidence of the waist-to-hip ratio hypothesis of female physical attractiveness", *Imagination, Cognition, and Personality,* 26, 2007, pp. 139-147.

[180] V. Swami, *supra,* n. 1.

[181] D. Yu y G. H. Shepard, "Is beauty in the eye of the beholder?", *Nature,* 396, 1998, pp. 321-322.

[182] A. Wetsman y F. Marlowe, "How universal are preferences for female waist-to-hip ratios? Evidence from the Hadza of Tanzania", *Evolution and Human Behaviour,* 20, 1999, pp. 219-228.

atractivo, lo saludable de su apariencia y con quién preferían casarse. Los hombres hadza prefirieron las representaciones de mujeres de mayor peso corporal sobre mujeres medianas y prefirieron a las medianas sobre las de bajo peso, sin importar el ICC. En una investigación más reciente (con dibujos en los que sólo se manipuló el ICC) Marlowe y Wetsman[183] informaron que los hazda prefirieron ICC altos, lo cual se puede explicar en función de su preferencia por pesos corporales altos (debido a que el ICC y el peso corporal probablemente covariaron en la serie de imágenes).

Marlowe, Apicella y Reed[184] presentaron una explicación reciente para estas diferencias transculturales en ICC preferidos en la que señalan que en varias investigaciones sobre la hipótesis del ICC se han usado dibujos con líneas de mujeres vistas de frente, lo cual obstruye las importantes señales del ICC que provee la protuberancia de las nalgas. Al usar imágenes de mujeres vistas de perfil, encontraron que los hazda en realidad preferían un ICC menor (es decir, nalgas más protuberantes) que los hombres estadunidenses, lo cual contrasta con su preferencia por un ICC frontal mayor.[185] En conclusión, la desigualdad en cuanto a la preferencia teórica de estas culturas por el ICC real podría no ser tan vasta; en realidad, los autores consideraron que la preferencia en cuanto al ICC era similar en ambas culturas.

Esta conclusión, sin embargo, debe examinarse con prudencia. Primero, como lo han señalado algunos autores,[186] los estímulos desarrollados por Marlowe, Apicella y Reed[187] causan que se confunda la protuberancia de las nalgas con el peso corporal percibido (es decir, conforme aumenta la protuberancia de las nalgas, también aumenta el peso corporal percibido). Además, la evidencia disponible relativa a los juicios sobre el ICC de perfil es contradictoria: otras investigaciones que han usado fotografías de mujeres vistas de perfil han encontrado que el ICC es un pronosticador insignificante de la percepción del atractivo, tanto en contextos de estatus socioeconómicos altos[188] como bajos.[189] Así, una explicación alternativa para los hallazgos de Marlowe, Apicella y Reed es que los hadza prefieren mujeres con pesos mayores, manifestado en la investigación mediante la preferencia por las mujeres vistas de perfil con ICC más bajos.

[183] F. Marlowe y A. Wetsman, "Preferred waist-to-hip ratio and ecology", *Personality and Individual Differences,* 30, 2001, pp. 481-489.

[184] F. W. Marlowe, C. L. Apicella y D. Reed, "Men's preferences for women's profile waist-to-hip ratio in two societies", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 458-468.

[185] F. Marlowe y A. Wetsman, *supra,* n. 183; A. Wetsman y F. Marlowe, *supra,* n. 182.

[186] Por ejemplo, véase V. Swami y M. J. Tovée, 2007c, *supra,* n. 156; V. Swami *et al.,* 2009b, *supra,* n. 158.

[187] F. W. Marlowe, C. L. Apicella y D. Reed, *supra,* n. 184.

[188] M. J. Tovée y P. L. Cornelissen, *supra,* n. 145; A. Furnham y V. Swami, *supra,* n. 157.

[189] V. Swami y M. J. Tovée, 2007c, *supra,* n. 156.

RECUADRO V.10. ¿LOS ÍNDICES CINTURA/CADERA PUEDEN PREDECIR EL SEXO DE LOS HIJOS?

Una explicación temprana (que ahora es, al parecer, obsoleta) de las diferencias culturales en cuanto a la preferencia por el ICC se basó en la idea del ICC como pronosticador del sexo de los hijos. Se decía que un ICC alto anterior a la concepción indicaría un varón; en culturas que "valoran" a los descendientes varones un ICC andrógino (o alto) debería considerarse más atractivo. Esta explicación está basada en investigaciones en las que se midió el ICC de mujeres que ya tenían hijos; se comparó su ICC con la proporción de hijos varones que tenían. Así, tres investigaciones sugirieron que las mujeres con ICC altos tenían más hijos varones y que la preferencia por mujeres con un ICC alto puede, por lo tanto, ser un resultado de la selección de niveles elevados de testosterona en los hijos.[a]

Sin embargo, una importante limitación de estas investigaciones es que estar embarazada de un hijo varón puede alterar el ICC de forma diferente que al estar embarazada de una hija mujer. Si esto es correcto, entonces el ICC alto puede ser un efecto y no una causa del sexo de los hijos. Para poner a prueba la capacidad del ICC anterior a la concepción de predecir el sexo de los descendientes, Tovée, Brown y Jacobs[b] midieron el ICC de casi 500 mujeres que buscaban embarazarse y tiempo después correlacionaron estas medidas con el sexo de los hijos. No encontraron una correlación significativa, lo cual sugiere que el ICC no puede predecir el sexo de los hijos. En años recientes se ha disminuido el respaldo de la hipótesis del ICC como pronosticador del sexo de los hijos.

[a] J. T. Manning, K. Anderton y S. M. Washington, "Women's waist and the sex ratio of their progeny: Evolutionary aspects of the ideal female body shape", *Journal of Human Evolution,* 31, 1996, pp. 41-47; J. T. Manning, R. L. Trivers, D. Singh y A. Thornhill, "The mystery of female beauty", *Nature,* 399, 1999, pp. 214-215; D. Singh y R. J. Zambarano, "Offspring sex ratio in women with android body fat distribution", *Journal of Human Biology,* 69, 1997, pp. 545-556.

[b] M. J. Tovée, J. E. Brown y D. Jacobs, "Maternal waist-to-hip ratio does not predict child gender", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1007-1010.

Una explicación distinta de las diferencias transculturales se basa en la idea de ajustar los estímulos a las condiciones locales. En una investigación,[190] Sugiyama señaló que las mujeres recolectoras tienen fecundidad alta, una gran cantidad de parásitos y dependencia calórica de alimentos con alto contenido de fibra; todo lo anterior incrementa sus ICC. Si la selección de pareja se ajusta de acuerdo con las condiciones locales, entonces los módulos mentales de preferencia de ICC deberían evaluar la distribución local del ICC femenino y reajustar si las condiciones cambian. En lugar de predecir una preferencia transcultural constante por ICC bajos, los investigadores deberían esperar que sólo los ICC menores que el promedio local sean atractivos.

Así, tomando en cuenta el promedio local de ICC en los shiwiar de Ecuador, Sugiyama encontró que los hombres shiwiar usaron los ICC femeninos de una manera consistente con la hipótesis del ICC, cuando éste se ajusta a los parámetros locales. El promedio de ICC femenino en los shiwiar no es tan bajo como el que se encuentra usualmente en sociedades occidentales, aunque el promedio de ICC femenino sí fue más bajo que el promedio de ICC masculino. Cuando a los hombres shiwiar se les pidió que calificaran una serie de fotografías de mujeres,

[190] L. S. Sugiyama, "Is beauty in the context-sensitive adaptations of the beholder? Shiwiar use of waist-to-hip ratio in assessments of female mate value", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 51-62.

Sugiyama encontró que calificaban a las mujeres con sobrepeso con un ICC bajo como atractivas. Cuando se redujeron las diferencias en peso corporal, los hombres shiwiar prefirieron mujeres con un ICC más bajo que el promedio local.

El concepto de ajustes facultativos al ICC es actualmente la única forma admisible de reconciliar la hipótesis del ICC con la evidencia de diferencias transculturales en preferencias de ICC.[191] Incluso si ignoramos los problemas que constituyen la idea de la existencia de módulos mentales que se ajusten a las preferencias por el ICC, es importante señalar que no todas las investigaciones han obtenido los mismos resultados que Sugiyama.[192] Por ejemplo, Swami y Tovée[193] usaron estímulos fotográficos con los que demostraron que al controlar el peso corporal, los ICC altos fueron los preferidos entre aldeanos en Malasia (estos autores, sin embargo, no midieron el promedio local de ICC). Se han reportado resultados similares con distintas series de estímulos y entre otros grupos tribales, rurales y recolectores.[194]

A pesar de que aceptan que hay diferencias entre culturas en la preferencia por el ICC, la mayoría de los partidarios de la hipótesis del ICC sostienen que no habrá grandes diferencias en cuanto a la preferencia dentro de una cultura. Se ha probado que esta predicción también es incorrecta. En primer lugar, algunas investigaciones han mostrado que hay diferencias individuales en cuanto a preferencias. Se ha observado que las razones detrás de las diferencias en preferencias individuales son la "motivación de poder" (una predisposición a buscar el estatus y el poder),[195] la identidad étnica[196] y la sociosexualidad.[197] Por ejemplo, una investigación mostró que los hombres que tienen un estilo sociosexual restringido (es decir, hombres que requieren una inversión emocional alta y un cortejo prolongado antes de tener relaciones sexuales) prefieren una mujer con un ICC más alto que hombres sin restricciones (es decir, hombres más dispuestos a tener relaciones sexuales sin compromiso).[198]

Otras investigaciones han mostrado que los hombres que pertenecen a subcul-

[191] L. S. Sugiyama, "Physical attractiveness in adaptationist perspective", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Nueva York, 2005, pp. 293-343; véase también recuadro V.10.

[192] L. S. Sugiyama, *supra,* n. 190.

[193] V. Swami y M. J. Tovée, 2005a, *supra,* n. 156.

[194] V. Swami y M. J. Tovée, 2007a, *supra,* n. 156; V. Swami y M. J. Tovée, 2007b, *supra,* n. 156; V. Swami y M. J. Tovée, *supra,* 2007c, n. 156; V. Swami, D. Knight, M. J. Tovée *et al.,* 2007a, *supra,* n. 156; M. J. Tovée, A. Furnham y V. Swami, *supra,* n. 155; M. J. Tovée, V. Swami, A. Furnham y R. Mangalparsad, *supra,* n. 156.

[195] H. D. Schmalt, "Waist-to-hip ratio and female physical attractiveness: The moderating role of power motivation and the mating context", *Personality and Individual Differences,* 41, 2006, pp. 455-465.

[196] R. E. K. Freedman *et al., supra,* n. 134; V. Swami *et al.,* 2009b, *supra,* n. 158.

[197] G. L. Brase y G. Walker, "Male sexual strategies modify ratings of female models with specific waist-to-hip ratios", *Human Nature,* 15, 2004, pp. 209-224.

[198] V. Swami, R. Miller, A. Furnham *et al.,* "The influence of men's sexual strategies on percep-

turas particulares pueden idealizar los ICC mucho mayores. Por ejemplo, Swami y sus colegas han examinado las preferencias de ICC en "fetichistas del sobrepeso" *(fat admirers);* es decir, hombres sexualmente atraídos a mujeres con sobrepeso. Aunque las preferencias de los fetichistas del sobrepeso pueden tener un rango amplio, lo común es su preferencia por cuerpos regordetes (muchas veces con sobrepeso o incluso obesidad mórbida) y, en conjunto, ICC femeninos más altos. Al usar dibujos con líneas, por ejemplo, Swami y Furnham[199] señalaron que esta subcultura parece ser la primera diferencia documentada en preferencia de ICC dentro de una cultura y muestra cómo el estudio de ciertos subgrupos puede llevar a diferentes preferencias estéticas.

Resumen

En nuestra opinión, la hipótesis del ICC en el atractivo femenino ejemplifica uno de los errores más graves del pensamiento de la psicología evolucionista. Es una engañosa narrativa de adaptación combinada con poca exactitud teórica y evidencia empírica insuficiente. Sin embargo, si aceptamos que el ICC juega un papel insignificante en la percepción del atractivo de las mujeres, entonces debemos preguntarnos: ¿qué papel juega entonces el ICC en los juicios de atractivo? La respuesta más probable (debido a que el ICC es un ejemplo de dimorfismo sexual posterior a la pubertad) es que el ICC juega el papel de distinguir grandes categorías de individuos, particularmente hombres y mujeres (otro ejemplo podría ser el de la distinción entre mujeres embarazadas y mujeres que no están embarazadas).[200]

En una investigación interesante, Johnson y Tassinary les pidieron a participantes que determinaran el sexo y género de animaciones humanoides que representaban a personas caminando en un solo lugar. Estos "caminantes" presentaron variaciones en sus ICC así como en su forma de caminar (había cinco tipos de andares, desde un pavoneo masculino de los hombros hasta un meneo femenino de la cadera). Sus resultados mostraron que la percepción del sexo tuvo una relación fuerte con el ICC, pero moderada con el movimiento corporal. Las percepciones de género, por otro lado, tuvieron una fuerte relación con el movimiento corporal, pero también tuvieron una relación moderada con el ICC. En

tions of women's bodily attractiveness, health and fertility", *Personality and Individual Differences,* 44, 2008c, pp. 98-107.

[199] V. Swami y A. Furnham, "Big and beautiful: The body weight and shape preferences of 'fat admirers' ", *Archives of Sexual Behavior,* 38, 2009b, pp. 201-208.

[200] K. L. Johnson y L. G. Tassinary, *supra,* n. 161; M. J. Tovée *et al., supra,* n. 151; véase también M. Voracek y M. L. Fisher, "Success is all in the measures: Androgenousness, curvaceousness and starring frequencies in adult media actresses", *Archives of Sexual Behavior,* 35, 2006, pp. 297-304.

pocas palabras, el ICC tiene una relación con la percepción de sexo y género: fue al parecer el principal indicador del sexo de la animación.

En un segundo experimento, Johnson y Tassinary[201] les dieron a los participantes la misma serie de "caminantes" pero en algunos se especificaba el sexo del caminante y en otros no. Al usar un sistema de monitoreo de los ojos, los autores lograron medir la distribución de escaneo visual en cuatro áreas fundamentales del cuerpo (la cabeza, el pecho, la cadera y cintura y las piernas) cuando los participantes realizaban ambas tareas. Los resultados de su investigación mostraron que cuando el sexo de la figura no se especificó, los participantes pasaron más tiempo escaneando la cadera y cintura. Sin embargo, cuando se especificó el sexo del caminante, los participantes casi no vieron el área de la cintura y cadera. En otras palabras, parece que los participantes sólo observaron la región de la cintura y cadera cuando hacerlo era necesario para determinar el sexo de la figura.

Johnson y Tassinary luego explican sus resultados bajo el rubro de la "metapercepción social". Ellos sostienen que la cintura y la cadera se usaron para juicios de sexo, en tanto hombres como mujeres y que estos juicios sólo se pueden entender como un proceso cognitivo de categorización social. Una vez que este proceso de categorización se completa, el juicio sobre atractivo se forma sobre la base de señales corporales adicionales. En particular, los individuos son considerados "atractivos" si tienen un movimiento corporal que es consistente con su sexo (es decir, las mujeres que se consideraron más atractivas fueron las que tenían un movimiento corporal femenino, mientras que los hombres que se consideraron atractivos fueron los que tenían un movimiento corporal masculino) y si encajan en los tamaños corporales socioculturalmente ideales. Es importante destacar que este modelo no especifica si la preferencia por movimientos corporales y tamaños específicos es el resultado de adaptaciones de la elección de pareja o de influencias socioculturales, pero sí especifica un mecanismo cognitivo común que puede resultar en preferencias específicas a una cultura. En otras palabras, los juicios sobre mujeres y hombres surgen a partir de un mecanismo psicológico común y no de una adaptación psicológica exclusiva de la psicología masculina; el modelo no requiere de teorización adaptacionista.

Conclusiones y rumbos futuros

A lo largo de este capítulo hemos visto cómo la perspectiva evolucionista ha ayudado a darle forma al análisis del atractivo humano. En nuestra opinión, este corpus de investigación ejemplifica tanto los mejores como los peores acercamientos

[201] K. L. Johnson y L. G. Tassinary, *supra,* n. 161.

científicos dentro del marco de la evolución. Mientras que un gran número de investigaciones sobre el atractivo facial ejemplifican lo mejor que la psicología evolucionista puede ofrecer; al parecer las investigaciones sobre el atractivo corporal son sólo modificaciones de la hipótesis del ICC. De hecho, los debates en torno de la utilidad de la hipótesis del ICC constituyen importantes lecciones para los investigadores que trabajan dentro del marco de la psicología evolucionista; particularmente nos enseñan que debemos aceptar la diversidad y necesitamos certeza teórica y sustento empírico.

Además, hay varias formas en las que un acercamiento evolucionista a la belleza humana se puede hacer más completo e interesante. Primero, se necesitará que se integren numerosos factores en la construcción de las preferencias. Por ejemplo, hay investigaciones recientes que han subrayado la importancia de los efectos conjuntos de factores como la diferencia individual,[202] la psicología propioceptiva[203] y factores socioculturales[204] que dan forma a las preferencias por el tamaño corporal. Estas investigaciones podrían constituir un marco general para entender las preferencias de atractivo, pero los investigadores en general no han buscado combinar varias perspectivas en sus trabajos.

Muchas de las investigaciones actuales también se enfocan en criterios obje-

[202] Por ejemplo, véase V. Swami, T. Buchanan, T. Furnham y M. J. Tovée, "Five-factor personality correlates of perceptions of women's body sizes", *Personality and Individual Differences,* 45, 2008d, pp. 697-699; véase también V. Swami *et al.,* 2008c, *supra,* n. 198.

[203] L. D. Nelson y E. L. Morrison, "The symptoms of resource scarcity: Judgments of food and finances influence preference for potential partners", *Psychological Science,* 16, 2005, pp. 167-173; V. Swami y M. J. Tovée, "Does hunger influence judgments of female physical attractiveness?", *British Journal of Psychology,* 97, 2006, pp. 353-363; V. Swami, K. Poulogianni y A. Furnham, "The influence of resources availability on preferences for human body weight and non-human objects", *Journal of Articles in Support of the Null Hypothesis,* 4, 2006, pp. 17-28.

[204] Hábitos alimenticios: V. Swami *et al.,* 2007b, *supra,* n. 156; estereotipos del papel de los géneros: A. Furnham y R. Nordling, "Cross-cultural differences in preferences for specific male and female body shapes", *Personality and Individual Differences,* 25, 1998, pp. 635-648; V. Swami *et al.,* 2006a, *supra,* n. 156; V. Swami, C. Caprario, M. J. Tovée y A. Furnham, "Female physical attractiveness in Britain and Japan: A cross-cultural study", *European Journal of Personality,* 20, 2006b, pp. 69-81; exposición a los medios: V. Swami *et al.,* 2009a, *supra,* n. 156; diferencias nacionales: A. Furnham y R. Nordling, *supra,* en esta misma nota; V. Swami, A. Furnham, C. Georgiades y L. Pang, "Evaluating self and partner physical attractiveness", *Body Image: An international Journal of Research,* 4, 2007d, pp. 97-101; V. Swami, M. Rozmus-Wrzesinska, M. Voracek *et al.,* "The influence of skin tone, body weight and hair colour on perceptions of women's attractiveness, health and fertility: A cross-cultural investigation", *Journal of Evolutionary Psychology,* 6, 2008e, pp. 321-341; estatus socioeconómico: V. Swami y M. J. Tovée, 2005a, *supra,* n. 156; V. Swami y M. J. Tovée, "Male physical attractiveness in Britain and Malaysia: A cross-cultural study", *Body Image,* 2, 2005b, pp. 383-393; V. Swami y M. J. Tovée, 2007a, *supra,* n. 156; V. Swami y M. J. Tovée, 2007b, *supra,* n. 155; V. Swami y M. J. Tovée, 2007c, *supra,* n. 156; V. Swami *et al.,* 2006a, *supra,* n. 156; V. Swami *et al.,* 2006b, *supra,* en esta nota; V. Swami, D. Knight, M. J. Tovée *et al.,* 2007a, *supra,* n. 156; V. Swami *et al.,* 2007b, *supra,* n. 156; V. Swami *et al.,* 2009a, *supra,* n. 156; M. J. Tovée, A. Furnham y V. Swami, *supra,* n. 156; M. J. Tovée *et al.,* 2006 *supra,* n. 156.

tivos de atractivo, cosa que parecería un retroceso desde el punto de vista de Pitágoras de la belleza como una función de las proporciones matemáticas correctas. Sin embargo, por definición y en cierta medida, "la belleza está en el ojo del observador" y se requiere más atención en la forma en que se relacionan las diferentes preferencias individuales. Una investigación de esta índole también debería examinar la relación entre la autopercepción del individuo y la percepción de los demás. En investigaciones recientes, por ejemplo, se ha documentado una percepción idealizada en parejas románticas, de tal forma que los individuos perciben usualmente como más atractivas físicamente a sus parejas que a sí mismos en cuanto a varias partes del cuerpo (Swami y sus colegas llaman a esta preferencia "parcialidad de amor ciego").[205] Además, es el momento indicado para usar distintos paradigmas metodológicos (además de las investigaciones basadas en la clasificación de figuras) como técnicas de observación.[206]

Finalmente, los análisis contemporáneos del atractivo físico desde una perspectiva de la psicología evolucionista no han considerado en general su posible aplicación práctica. Debido al gran número de individuos que expresan insatisfacción con su cuerpo y síntomas de una imagen corporal negativa, hay una necesidad de entender mejor la relación entre las percepciones de atractivo y la psicología de los individuos. De forma más general, nuestra opinión es que los psicólogos deben desafiar la noción de belleza ideal y mostrar cómo y cuándo los ideales de belleza se pueden cuestionar y cambiar.

[205] V. Swami, "An examination of the love-is-blind bias among gay men and lesbians", *Body Image: An International Journal of Research,* 6, 2009, pp. 149-151; V. Swami y A. Furnham, "Is love really so blind?", *Psychologist,* 21, 2008b, pp. 108-111; V. Swami, J. Smith, A. Tsiokris *et al.,* "Male physical attractiveness in Britain and Greece: A cross-cultural study", *Journal of Social Psychology,* 147, 2007e, pp. 15-26; V. Swami, S. Stieger, T. Haubner *et al.,* "Evaluating the physical attractiveness and oneself and one's romantic partner: Individual and relationships correlates of the love-is-blind bias", *Journal of Individual Differences,* 30, 2009c, p. 35.

[206] Véase N. Gueguen, "Women's bust size and men's courtship solicitation", *Body image,* 4, 2007, pp. 386-390.

VI. TEORÍA DE LA HISTORIA DE VIDA Y CONDUCTA REPRODUCTIVA HUMANA

David W. Lawson

Lo maravilloso del mundo natural es su diversidad. La variación en historias de vida que, por clara lógica darwiniana, está sujeta a la fuerte influencia de la selección natural, es particularmente cautivadora para los biólogos evolucionistas. Por ejemplo, el número de descendientes que se producen en un episodio reproductivo (llamado *tamaño de puesta*) varía de una especie a otra: algunas especies producen pocos descendientes relativamente grandes (como la mayoría de las aves y mamíferos), otras producen decenas o centenas de descendientes de tamaño intermedio (como la mayoría de insectos o plantas) y otras producen miles de descendientes minúsculos como en el caso de algunos invertebrados marinos. Muchas especies son iteróparas y se reproducen en periodos secuenciales; otras especies, menos numerosas, como el salmón y las "plantas anuales" como el melón y la coliflor, estructuran su ciclo de vida alrededor de un solo acto reproductivo y posteriormente mueren. La madurez reproductiva es alcanzada poco después del nacimiento en muchas especies, mientras que en otras, como la nuestra, los descendientes pasan un periodo extenso en estado inmaduro o juvenil y usualmente dependen del cuidado parental. Dentro de los límites fenotípicos de las especies, estos parámetros de historia de vida también pueden demostrar plasticidad considerable en diferentes condiciones ecológicas y demográficas. La teoría de historia de vida es el marco analítico principal que estudia esta variación y desde que se formuló ha sido el motor de numerosas investigaciones en el campo de la ecología evolucionista y conductual.[1]

El concepto fundamental de la teoría de historia de vida es que las historias de vida observadas están limitadas por una combinación de presupuestos finitos de recursos y por el *principio de distribución,* que establece que los recursos (el tiempo, energía y esfuerzo) que ya se asignaron a una función no se pueden asignar a otra.[2] Así, la selección natural no puede al mismo tiempo optimizar todos los rasgos de historia de vida individuales como si estuvieran aislados unos

[1] C. M. Lessells, "The evolution of life histories", en J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology,* Blackwell, Oxford, 1991, pp. 32-68; D. A. Roff, *Life history evolution,* Sinauer Associates, Sunderland, 2002; S. C. Stearns, *The evolution of life history,* Oxford University Press, Oxford, 1992.

[2] M. L. Cody, "A general theory of clutch size", *Evolution,* 20, 1966, pp. 174-184.

de los otros, sino que debe optimizar intercambios *(trade-offs)* factibles entre las varias dimensiones que compiten en la historia de vida de un organismo. Al nivel macro, las dimensiones que compiten entre sí son: la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, pero se analizan comúnmente dentro de subdivisiones más detalladas; de manera notable, en el intercambio entre la reproducción temprana y futura, y entre la cantidad y la calidad de descendientes.[3]

Como rama de la ecología evolucionista, la perspectiva de la teoría de historia de vida usa la optimización de recursos para entender la variación en las historias de vida observadas; reconoce que la optimización de la aptitud inclusiva produce distintas estrategias óptimas para cada fenotipo dependiendo de cuál sea su nicho ecológico y demográfico y en relación con las condiciones individuales y el acceso a recursos.[4] Las investigaciones sobre la historia de vida principalmente se dedican a formular predicciones sobre cuáles son las estrategias de historia de vida óptimas en poblaciones particulares; se espera que los individuos evolucionen, por selección natural, varias estrategias alternativas dentro de una sola población.[5] En años recientes, las investigaciones también han estudiado los mecanismos de la adaptación de la historia de vida y los límites psicológicos, cognitivos y de desarrollo que pueden evitar que las historias de vida observadas correspondan con las estrategias óptimas predichas.[6]

En este capítulo me enfocaré en la aplicación de la teoría de historia de vida en la diversidad de estrategias reproductivas que se observan en poblaciones humanas. Este campo de investigación tradicionalmente ha sido dominado por antropólogos y demógrafos que adoptan la teoría y los métodos de la ecología evolucionista.[7] Los psicólogos evolucionistas y los investigadores de la evolución

[3] M. Gadgil y W. H. Bossert, "Life historical consequences of natural selection", *American Naturalist,* 104, 1970, pp.1-2; S. C. Stearns, *supra,* n. 1.

[4] G. A. Parker y J. M. Smith, "Optimality theory in evolutionary biology", *Nature,* 348, 1990, pp. 27-33.

[5] L. Partridge y R. Sibly, "Constrains on the evolution of life histories", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 332, 1991, pp. 3-13.

[6] *Idem.*

[7] K. Hill, "Life history theory and evolutionary anthropology", *Evolutionary Anthropology,* 2, 1993, pp. 78-88; K. Hill y H. Kaplan, "Life history traits in humans: Theory and empirical studies", *Annual Review of Anthropology,* 28, 1999, pp. 397-430; H. Kaplan, K. Hill, J. Lancaster y A. M. Hurtado, "A theory of human life history evolution: Diet, intelligence and longevity", *Evolutionary Anthropology,* 9, 2000, pp. 156-185; B. Low, *Why sex matters: A Darwinian look at human behaviour,* Princeton University Press, Princeton, 2001; V. Lummaa, "Life history theory, longevity and reproduction in humans", en R. I. M. Dunbar y L. Barrett (eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 397-413; R. Mace, "Evolutionary ecology of human life history", *Animal Behaviour,* 59, 2000, pp. 1-10; R. Mace, "The evolutionary ecology of human family size", en R. I. M. Dunbar y L. Barrett (eds.), *The Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 383-396; E. Voland, "Evolutionary ecology of human reproduction", *Annual Review of Anthropology,* 27, 1998, pp. 347-374.

cultural también se han convertido en parte importante de la investigación sobre la historia de vida, en particular en el contexto de poblaciones "culturalmente modernas" y han formulado nuevas hipótesis y metodologías de investigación en el campo.[8] Primero, recapitularé los principales intercambios a los que se enfrentan los humanos en sus historias de vida y me enfocaré en los factores socioecológicos que pueden afectar los costos y beneficios de las soluciones correspondientes. Me enfoco en esta sección tanto en sociedades contemporáneas como históricas de cazadores-recolectores y agricultores. Con el ejemplo del tamaño de la familia humana (número de descendientes), me enfoco con mayor detalle en el problema de la optimización individual en la historia de vida de poblaciones tradicionales tanto de alta fertilidad como las que han atravesado por una transición demográfica hacia la baja fertilidad moderna. Termino el capítulo con una reflexión sobre las futuras rutas de la investigación sobre la historia de vida humana.

Intercambios en la historia de vida humana

Problemas metodológicos

El primer paso de cualquier investigación sobre la historia de vida es identificar y medir los intercambios que limitan las opciones de estrategias reproductivas disponibles para un organismo. Cuantificar los intercambios, sin embargo, es complicado por el problema de las correlaciones fenotípicas: los individuos con acceso a un gran acervo de recursos pueden invertir en múltiples rasgos de forma simultánea, mientras que los individuos con poco acceso a recursos invertirán poco esfuerzo en los mismos rasgos. Esta variación puede ocultar el intercambio porque puede resultar en la correlación positiva entre dos funciones que compiten en lugar de mostrar una correlación negativa, que sería lo coherente con el principio de distribución.[9]

Los métodos experimentales que manipulan factores sencillos de forma aislada se usan usualmente para resolver este problema en investigaciones animales. Por ejemplo, en aves, las consecuencias de la estrategia del tamaño de puesta se han explorado al manipular artificialmente el número de huevos por nido y al comparar la supervivencia de descendientes y las tasas de reclutamiento con un

[8] M. Borgerhoff Mulder, "The demographic transition: Are we any closer to an evolutionary explanation?", *Trends in Ecology and Evolution,* 13, 1998a, pp. 266-270; H. Kaplan y S. Gangestad, "Life history theory and evolutionary psychology", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Hoboken, Nueva Jersey, 2005, pp. 68-95.

[9] A. J. van Noordwijk y G. de Jong, "Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics", *American Naturalist,* 128, 1986, pp. 137-142.

grupo de control.[10] Los investigadores interesados en la historia de vida humana deben usar métodos de observación, medir la covarianza entre los rasgos de historia de vida y los resultados relacionados con la aptitud de condiciones no manipuladas y controlar estadísticamente las diferencias entre individuos. Se reconoce comúnmente que este método alternativo es problemático en tanto que los resultados son "poco confiables a menos que se pueda comprobar que todas las variables relevantes se incluyeron en el análisis".[11] La heterogeneidad relevante entre individuos muchas veces es difícil de medir, en particular en casos donde los factores intrínsecos son importantes (incluyendo diferencias genéticas). Por lo tanto, las preocupaciones metodológicas son un problema recurrente en las discusiones sobre la historia de vida humana.[12]

Intercambios entre crecimiento y reproducción

Los humanos exageran la extensión del periodo juvenil que caracteriza al taxón de los primates.[13] A diferencia de nuestros primos primates, mucho después del destete los niños humanos siguen dependiendo de alguien más para conseguir alimento, de tal forma que uno o más descendientes más viejos necesitan provisiones mientras que, de forma simultánea, la madre amamanta a un infante.[14] Desde un punto de vista de la historia de vida, este periodo juvenil de dependencia relativamente largo se puede entender, por un lado, en términos del intercambio entre inversión y beneficios relacionados con el crecimiento y, por

[10] Por ejemplo, véase L. Gustafsson y W. J. Sutherland, "The costs of reproduction in the collared flycatcher, *Ficedula-Albicollis*", *Nature,* 335, 1988, pp. 813-815; R. A. Pettifor, C. M. Perrins y R. H. McCleery, "The individual optimization of fitness: Variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of Great Tits *Parus major*", *Journal of Animal Ecology,* 70, 2001, pp. 62-69.

[11] D. A. Roff, *supra,* n. 1, p. 149.

[12] A. Gagnon, K. R. Smith, M. Trembay *et al.,* "Is there a trade-off between fertility and longevity? A comparative study of women from three large historical databases accounting for mortality selection", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, 533-540; D. W. Lawson y R. Mace, "Trade-offs in modern parenting: A longitudinal study of sibling competition for parental care", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 170-183; R. Sear, "The impact of reproduction on Gambian women: Does controlling for phenotypic quality reveal costs of reproduction?", *American Journal of Physical Anthropology,* 132, 2007, pp. 632-641.

[13] M. E. Pereira y L. A. Fairbanks, *Juvenile primates: Life history, development, and behaviour,* Oxford University Press, Oxford, 2002.

[14] B. Bogin, "Evolutionary hypothesis for human childhood", *American Journal of Physical Anthropology,* 104, 1997, pp. 63-89; R. Walker, M. Gurven, K. Hill *et al.,* "Growth rates and life histories in twenty-two small-scale societies", *American Journal of Human Biology,* 18, 2006, pp. 95-311; J. B. Lancaster y C. Lancaster, "The watershed: Change in parental-investment and family formation strategies in the course of human evolution", en J. B. Lancaster, J. Altmann, A. Rossi y R. Sherrod (eds.), *Parenting across the human lifespan: Biosocial dimensions,* Aldine de Gruyter, Hawthorne, 1987, pp. 187-205.

otro, la madurez sexual inmediata y la reproducción. La madurez sexual retrasada incrementa la reproducción potencial de adultos por los beneficios físicos que conlleva, como un tamaño corporal grande (que también reduce la mortalidad de los descendientes)[15] y también facilita el desarrollo del cerebro e incrementa la inversión en el aprendizaje.[16] Sin embargo, cuando existen peligros extrínsecos como los depredadores, la escasez de comida o la violencia entre miembros de la especie, la madurez retrasada puede incrementar la probabilidad del fracaso reproductivo. La reducción de mortalidad extrínseca a lo largo de la historia evolutiva del ser humano es, por lo tanto, un precursor necesario para la evolución de nuestra historia de vida relativamente "lenta".[17] La comparación de la tasa de mortalidad de chimpancés con la de cazadores-recolectores sugiere que esta reducción de peligros extrínsecos ha sido significativa; la probabilidad de supervivencia hasta los 15 años de edad para las poblaciones contemporáneas de cazadores-recolectores es casi el doble de la registrada para los chimpancés salvajes.[18]

Las diferencias en tasas de mortalidad extrínseca también pueden explicar las diferencias de altura entre poblaciones humanas. La altura de humanos normalmente se considera un producto de diferencias en la nutrición y el estrés ambiental (lo cual lleva a muchas investigaciones a usar el crecimiento como un marcador biológico general de salud física y aspectos relacionados con el entorno de crianza durante la infancia).[19] Sin embargo, mientras que estos factores son importantes predictores de los patrones de desarrollo individual dentro de las poblaciones, corresponden de forma débil con variaciones entre poblaciones en cuanto a la altura de adultos, lo cual sugiere que aún hay importantes diferencias genéticas.[20] Por ejemplo, la población pigmea encontrada en regiones de África, el sureste de Asia y Sudamérica tiene alturas adultas notablemente pequeñas en comparación con poblaciones similares que tienen niveles equivalentes de pobreza de nutrición infantil; la media poblacional de estatura de hombres pigmeos es menor a 155 cm (alrededor de cinco pies).[21] Migliano, Vinicius y

[15] Por ejemplo, véase N. Allal, R. Sear, A. M. Prentice y R. Mace, "An evolutionary model of stature, age at first birth and reproductive success in Gambian women", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. 465-470; R. Sear, N. Allal, R. Mace y A. Michael, "Height, marriage and reproductive success in Gambian women", *Research in economic Anthropology,* 23, 2004, pp. 203-224.

[16] B. Bogin, *supra,* n. 14; H. Kaplan, K. Hill, J. Lancaster y A. M. Hurtado, *supra,* n. 7.

[17] E. L. Charnov, *Life history invariants,* Oxford University Press, Oxford, 1993.

[18] H. Kaplan, K. Hill, J. Lancaster y A. M. Hurtado, *supra,* n. 7.

[19] D. W. Lawson y R. Mace, "Sibling configuration and childhood growth in contemporary British Families", *International Journal of Epidemiology,* 37, 2008, pp. 1408-1421.

[20] A. Deaton, "Height, health, and development", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 13232-13237.

[21] A. B. Migliano, L. Vinicius y M. M. Lahr, "Life history trade-offs explain the evolution of human pygmies", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 20216-20219; G. H. Perry y N. J. Dominy, "Evolution of the human pygmy phenotype", *Trends in Ecology and Evolution,* 24, 2009, pp. 218-225.

Lahr[22] sostienen que los patrones de crecimiento únicos de las poblaciones de pigmeos son una consecuencia directa de sus niveles excepcionalmente altos de mortalidad infantil y adulta (provocada por la gran carga de parásitos y patógenos de su ecología local). Resulta coherente con la hipótesis anterior que la edad promedio de la primera reproducción de las poblaciones pigmeas sea excepcionalmente temprana y las mujeres que se reproducen a estas edades tempranas tengan una aptitud más alta en comparación con las que empiezan más tarde.[23]

Intercambios entre reproducción actual y éxito futuro

Ya en la madurez sexual, se debe elegir entre la inversión en reproducción actual o la supervivencia y la reproducción futura. Una simple formulación de la teoría de historia de vida predice que, si todas las variables se mantienen constantes, la fertilidad temprana tendrá efectos negativos en la posibilidad de reproducción futura y la supervivencia tardía.[24] Una de las primeras evaluaciones de esta hipótesis, que usó datos históricos de la aristocracia británica, encontró evidencia sólida de que el intercambio de reproducción actual por reproducción futura limita la historia de vida humana; así demostró una relación positiva entre la edad del primer nacimiento y la longevidad y la reducción del número de descendientes producidos para las mujeres que vivieron menos de 80 años.[25] Sin embargo, esta investigación ha sido criticada por su metodología, por su diseño analítico y porque estudió genealogías incompletas.[26] Otras investigaciones similares han experimentado dificultades para replicar los resultados; hoy en día, tenemos la misma cantidad de investigaciones que señalan una relación negativa entre la fertilidad temprana y el éxito posterior y de investigaciones que registran relaciones positivas o no encuentran la existencia de una relación.[27]

En parte, esta variación se debe a la dependencia en el contexto: Lycett, Dunbar y Voland,[28] por ejemplo, en un análisis de la información histórica de la po-

[22] A. B. Migliano, L. Vinicius y M. M. Lahr, *supra,* n. 21.

[23] *Idem;* véase también R. Walker, M. Gurven, K. Hill *et al., supra,* n. 14.

[24] M. Gadgil y W. H. Bossert, *supra,* n. 3; T. B. L. Kirkwood, "Evolution of ageing", *Nature,* 270, 1977, pp. 301-304; G. C. Williams, "Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle", *American Naturalist,* 100, 1966, pp. 687-690.

[25] R. Westendrop y T. Kirkwood, "Human longevity at the cost of reproductive success", *Nature,* 396, 1998, p. 746.

[26] E. Le Bourg, "A mini-review of the evolutionary theories of aging: Is it time to accept them?", *Demography Research,* 4, 2001, pp. 1-29.

[27] E. Le Bourg, "Does reproduction decrease longevity in human beings?", *Ageing Research Reviews,* 6, 2007, pp. 141-149.

[28] J. Lycett, R. I. M. Dunbar y E. Voland, "Longevity and the costs of reproduction in a historical human population", *Proceedings of the Royal Society B,* 267, 2000, pp. 31-35.

blación alemana de Krummhörn, encontraron que la fertilidad tuvo un impacto negativo en la longevidad materna, pero sólo entre los campesinos sin tierras (las familias más acaudaladas aparentemente lograron invertir simultáneamente en fertilidad alta y en la supervivencia de las madres). Los problemas metodológicos que se presentan al controlar la heterogeneidad en los recursos de las familias (en particular en el estudio histórico de familias antiguas) pueden ser responsables por los resultados nulos de algunas investigaciones.[29] Las investigaciones más recientes sugieren que sí se puede detectar un intercambio *(trade-off)* si la fertilidad es relativamente alta y se hacen suficientes ajustes a las diferencias socioeconómicas y estatus de salud materna; en un sofisticado análisis comparativo de tres conjuntos de datos históricos, dos de Quebec y otro de Utah, se demostró un efecto negativo en el número de partos y un efecto positivo en la edad del último nacimiento en la supervivencia posreproductiva en las tres poblaciones.[30]

Las consecuencias de la alta inversión en la reproducción temprana también se pueden medir comparando madres que tienen partos únicos con las que tienen gemelos. Estas investigaciones son menos susceptibles al problema de las correlaciones fenotípicas porque las tasas de gemelos se pueden tratar como aleatorias; es decir, son independientes de muchos factores sociodemográficos que en otros casos oscurecen las relaciones entre la fertilidad y los resultados posteriores.[31] Consecuentemente, algunas investigaciones han documentado una probabilidad incrementada de muerte materna durante el parto de gemelos.[32] También hay evidencia de que las mujeres embarazadas con gemelos tienen una mortalidad posreproductiva mayor, es más probable que fracasen al criar a sus descendientes posteriores y que ya no vuelvan a reproducirse, en comparación con las madres de partos únicos.[33]

Así como los gemelos son más costosos que los partos únicos, los fetos de varones necesitan más energía durante el embarazo. Tienen una tasa de crecimiento mayor,[34] son más pesados al nacer[35] y las mujeres embarazadas con un

[29] A. Gagnon, K. R. Smith, M. Trembay *et al., supra,* n. 12; V. Lummaa, *supra,* n. 7; R. Sear, *supra,* n. 12.

[30] A. Gagnon, K. R. Smith, M. Trembay *et al., supra,* n. 12.

[31] V. Lummaa, *supra,* n. 7.

[32] S. Galber y E. Voland, "Fitness of twinning", *Human Biology,* 66, 1994, pp. 699-713; E. Haukioja, R. Lemmetyinen y M. Pikkola, "Why are twins so rare in *Homo sapiens*?", *American Naturalist,* 133, 1989, pp. 572-577; J. McDermott, R. Steketee y J. Wirima, "Mortality associated with multiple gestation in Malawi", *International Journal of Epidemiology,* 24, 1995, pp. 413-419.

[33] S. Helle, V. Lummaa y J. Jokela, "Accelerated immunosenescence in preindustrial twin mothers", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 101, 2004, pp. 12391-12396; V. Lummaa, "Reproductive investment in preindustrial humans: The consequences of offspring number, gender and survival", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1977-1983; R. Sear, *supra,* n. 12.

[34] K. Marsal, P. Persson, T. H. L. Larsen *et al.,* "Intrauterine growth curves based on ultrasonically estimated foetal weights", *Acta Paedoatrica,* 85, 1996, pp. 843-848.

[35] N. A. Anderson y E. W. Brown, "Causes of prematurity III. Influence of race and sex on duration of gestation and weight at birth", *American Journal of Diseases of Children,* 65, 1943, pp. 523-534;

feto varón muestran una ingesta de energía mayor que las embarazadas con una mujer.[36] Algunas investigaciones también han registrado intervalos relativamente largos después del parto de varones, lo cual sugiere incrementos en prácticas de inversión posnatales, como la lactancia.[37] A la luz de estas diferencias, se pueden anticipar costos reproductivos más altos al producir hijos que hijas; al tener hijos varones resulta más costoso reproducirse de nuevo y sobrevivir. Varias investigaciones reafirman el impacto negativo de los hijos en la longevidad materna, incluyendo poblaciones históricas en Finlandia,[38] Bélgica[39] y posiblemente Alemania.[40] La magnitud de efectos y el impacto relativo de los sexos no es, sin embargo, uniforme en todas las investigaciones y en algunos casos las diferencias sólo son aparentes en algunos subgrupos particulares. Lo anterior indica que el gasto psicológico mayor de los partos de varones puede interactuar en varias medidas con los costos mayores y los beneficios de criar descendientes de cada sexo; por ejemplo, como resultado de contribuciones a diferentes tareas del hogar o patrones de transferencia de recursos en el matrimonio. Se requieren más investigaciones para entender estos efectos.

Los humanos son notables entre los primates (y los animales en general) porque las hembras experimentan la menopausia: el cese irreversible del potencial reproductivo alrededor de los 50, varias décadas antes del fin de la vida. Así, las mujeres humanas han evolucionado para invertir recursos selectivamente en la longevidad a expensas de la oportunidad de reproducirse posteriormente, lo cual parece difícil de reconciliar con la idea de la optimización de la historia de vida. ¿Por qué la selección natural no favorece la reproducción continua y la muerte temprana? La "hipótesis de la abuela" es una posible explicación que ha generado muchos debates entre investigadores.[41] De acuerdo con esta hipótesis, las mujeres posmenopáusicas pueden aumentar más el éxito reproductivo de

R. J. F. Loos, C. Derom, R. Eeckels *et al.*, "Length of gestation and birthweight in dizygotic twins", *Lancet*, 358, 2001, pp. 560-561.

[36] R. M. Tamimi, P. Lagiou, L. A. Mucci *et al.*, "Average energy intake among pregnant women carrying a boy compared with a girl", *British Medical Journal*, 326, 2003, pp. 1245-1246.

[37] R. Mace y R. Sear, "Birth interval and the sex of children in a traditional African population: An evolutionary analysis", *Journal of Biosocial Science*, 29, 1997, pp. 499-507.

[38] S. Helle, V. Lummaa y J. Jokela, "Sons reduced maternal longevity in preindustrial humans", *Science*, 298, 2002, p. 1085.

[39] B. van de Putte, K. Matthijs y R. Vlietinck, "A social component in the negative effects of sons on maternal longevity in pre-industrial humans", *Journal of Biosocial Science*, 36, 2004, pp. 289-297.

[40] J. Beise y E. Voland, "Effect of producing sons on maternal longevity in premodern populations", *Science*, 298, 2002, p. 317.

[41] K. Hawkes, "Grandmothers and the evolution of human longevity", *American Journal of Human Biology*, 15, 2003, pp. 380-400; R. Mace, *supra*, n. 7; F. Marlowe, "The patriarch hypothesis", *Human Nature*, 11, 2000, pp. 27-42; J. S. Peccei, "A critique of the grandmother hypothesis: Old and new", *American Journal of Human Biology*, 13, 2001, pp. 434-452; G. C. Williams, "Pleiotrophy, natural selection and the evolution of senescence", *Evolution*, 11, 1957, pp. 398-411.

sus vidas al ayudar a sus hijos a reproducirse exitosamente que al tener más hijos propios, lo cual puede resultar más costoso a edades avanzadas debido a las dificultades durante el parto (que también pueden poner en peligro a los descendientes actuales) y a la menor probabilidad de sobrevivir lo suficiente para dar cuidado posnatal adecuado.

Debido a que todas las mujeres experimentan la menopausia, no se pueden examinar de forma directa los costos y beneficios de estrategias alternativas. No obstante, investigaciones de varias poblaciones confirman que los cuidados de las abuelas tienen efectos significativos en la fertilidad de los descendientes, y en la salud y supervivencia de los nietos.[42] De hecho, se ha sugerido que la ayuda de las abuelas, así como la de otros parientes, ha permitido que los humanos simultáneamente mantengan una tasa reproductiva relativamente alta y una dependencia juvenil extendida en contraste con otros primates de tamaño corporal similar.[43] El trabajo con modelos basados en historias de vida observadas y los efectos del cuidado de las abuelas en zonas rurales de Gambia sugiere que estos efectos podrían ser suficientes para explicar la evolución de la menopausia humana.[44]

Intercambios entre la cantidad y la calidad de los descendientes

Los recursos invertidos en incrementar la tasa reproductiva no se pueden invertir simultáneamente en promover el desarrollo y los prospectos de vida de los descendientes. La teoría de historia de vida por tanto predice la existencia de un intercambio entre la fertilidad y la supervivencia de los descendientes y el éxito reproductivo.[45] Este simple concepto de un intercambio de calidad y cantidad (a menos que se hable específicamente de la aptitud biológica en términos de Darwin) también es central en los modelos económicos de las familias humanas.[46] Las investigaciones sobre la mortalidad infantil constituyen un fuerte res-

[42] M. A. Gibson y R. Mace, "Helpful grandmothers in rural Ethiopia: A study of the effect of kin on child survival and growth", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 469-482; K. Hawkes, J. F. O'Connell y N. G. Blurton Jones, "Hadza women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long postmenopausal life spans", *Current Anthropology,* 38, 1997, pp. 551-577; M. Lahdenpera, V. Lummaa, S. Helle *et al.,* "Fitness benefits of prolonged postreproductive lifespan in women", *Nature,* 428, 2004, pp. 178-181; R. Sear y R. Mace, "Who keeps children alive: A review of the effects of kin on child survival", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 1-18.

[43] K. Hawkes, *supra,* n. 41.

[44] D. P. Shanley, R. Sear, R. Mace y T. B. L. Kirkwood, "Testing evolutionary theories of menopause", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 2943-2949.

[45] D. Lack, *The natural regulation of animal numbers,* Clarendon Press, Oxford, 1954; C. C. Smith y S. D. Fretwell, "The optimal balance between size and number of offspring", *American Naturalist,* 108, 1974, pp. 499-506; G. C. Williams, *supra,* n. 24; véase también recuadro VI.1.

[46] G. S. Becker, *A treatise on the family,* Harvard University Press, Cambridge, 1981; J. Blake, *Fami-*

RECUADRO VI.1. LA EVOLUCIÓN DE LA RIVALIDAD ENTRE HERMANOS

La importancia de la competencia por recursos entre hermanos en el mundo natural también es observable a lo largo de la evolución de la rivalidad entre hermanos.[a] En casos extremos, los individuos han desarrollado sistemas facultativos y obligatorios de fratricidio (ocasionalmente se le llama "cainismo" por la historia bíblica del asesinato de Abel a manos de Caín). En muchas especies de aves, los hermanos mayores matan a los menores rutinariamente, una estrategia que les permite monopolizar los alimentos de sus padres.[b] El fratricidio también se ha documentado frecuentemente en varios mamíferos (en particular cuando los recursos son escasos) como las hienas moteadas[c] y los murciélagos vampiro.[d] En uno de mis ejemplos favoritos de rivalidad entre hermanos, Fraser y Thompson[e] sostienen que los cerdos domésticos evolucionaron colmillos que se desarrollan a temprana edad como "armas contra hermanos" para competir por las mejores tetillas de la ubre. El resumen de su manuscrito (titulado "Armed sibling rivalry among suckling piglets") es tan encantador que lo cito a continuación:

> La posesión más preciada de un lechón
> es la teta que lo hace crecer.
> Él pelea tenaz por esa teta
> para robarla a sus hermanos.
>
> Para esta misión,
> el cerdo tiene grandes colmillos.
> Pero a muchos se les quitan.
> Estudiamos hermanos y hermanas,
> algunos ya no tenían sus dientes.
> Cuando los hermanos son pocos,
> sus armas no ayudan mucho,
> pero cuando la camada es muy grande,
> los dientes son herramientas útiles.
> Pero ¿cómo es que la selección eligió
> armas para usar contra parientes?[f]

La evidencia empírica sugiere que los raros casos de asesinato entre hermanos en humanos también se deben a la competencia intensa por recursos. La historia humana está llena de ejemplos de conflictos intrafamiliares en la sucesión hereditaria. Por ejemplo, en los siglos XV, XVI y XVII, la ley judicial estipulaba que todos los hermanos de un sultán del Imperio otomano que llegaba al poder serían asesinados; el caso más famoso fue el de Mehmet III, quien ordenó la ejecución de 19 hermanos. Esta siniestra práctica (que después fue remplazada por un sistema más formalizado de primogenitura) tenía el objetivo explícito de minimizar las disputas por el trono y la inestabilidad política que estas disputas ocasionarían.[g] Aún no se sabe si las peleas físicas y disputas comunes entre niños y adolescentes se pueden clasificar como una competencia estratégica por recursos.[h]

[a] R. Hudson y F. Trillmich, "Sibling competition and cooperation in mammals: Challenges, developments and prospects", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 62, 2008, pp. 299-307; D. Mock y G. A. Parker, *The evolution of sibling rivalry,* Oxford University Press, Nueva York, 1997.

[b] D. Mock, H. Drummond y C. Stinson, "Avian siblicide", *American Scientist,* 78, 1990, pp. 438-449; R. Simmons, "Siblicide provides food benefits for raptor chicks: Re-evaluating brood manipulation studies", *Animal Behaviour,* 64, 2002, pp. F19-F24.

[c] S. A. Wahaj, N. J. Place, M. L. Weldele *et al.,* "Siblicide in the spotted hyena: Analysis with ultrasonic examination of wild and captive individuals", *Behavioural Ecology,* 18, 2007, pp. 976-984.

[d] D. Leippet, W. Goymann y H. Hofer, "Between-litter siblicide in captive Indian false vampire bats *(Megaderma lyra)*", *Journal of Zoological Society of London,* 251, 2000, pp. 537-540.

[e] D. Fraser y B. K. Thompson, "Armed sibling rivalry among suckling piglets", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 29, 1991, pp. 9-15.

[f] A piglet's most precious possession / Is the teat that he fattens his flesh on. / He fights for his teat with tenacity / Against any sibling's audacity. / The piglet, to arm for this mission, / Is born with a warlike dentition / Of eight tiny tusks, sharp as sabres, / Which help him in impressing the neighbors; / But to render these weapons less harrowing, / Most farmers remove them at farrowing. / We studied pig sisters and brothers / When some had their teeth, but not other, / We found that when siblings aren't many, / The weapons help little if any, / But when there are many per litter, / The teeth help their owners grow fitter, / But how did selection begin / To make weapons to use against kin?; *ibid.,* p. 9.

[g] D. Quartaert, *The Ottoman Empire, 1700-1922,* Cambridge University Press, Cambridge, 2000.

[h] H. Kettrey y B. Emery, "The discourse of sibling violence", *Journal of Family Violence,* 22, 2007, p. 769.

paldo para los modelos de intercambio calidad/cantidad cuando el tiempo entre nacimientos es corto; la mayoría de las poblaciones muestran efectos negativos de intervalos cortos entre nacimientos en la supervivencia de los hijos.[47] La mejor explicación para estos costos probablemente es que la recuperación de los recursos somáticos maternos entre nacimientos es demasiado corta; además, se deterioran los intensos cuidados parentales requeridos en los primeros años de vida de los infantes. Resulta coherente que los intervalos cortos entre nacimientos son raros en las poblaciones humanas. La posibilidad de supervivencia de los niños también se reduce en partos múltiples.[48]

Al tomar en cuenta la relación entre el tamaño total de la familia y los resultados de vida de los descendientes en un gran rango de intervalos entre nacimientos obtenemos un panorama más complejo. Las investigaciones de comunidades de cazadores-recolectores no han encontrado evidencia sólida de los efectos de intercambios cantidad/calidad. En el caso de los !kung, un grupo de cazadores-recolectores africanos con los que se hicieron los primeros estudios de la historia de vida humana,[49] los investigadores no han logrado demostrar una mortalidad más alta en niños con más hermanos.[50] Entre los aché de Sudáfrica, el número de hermanos sí redujo la posibilidad de supervivencia entre los cinco y nueve años de edad; sin embargo, la mortalidad infantil en niños de menor edad no resintió influencia de la fertilidad parental.[51] Además, en ambas poblaciones, en las familias con muchos hermanos no se redujo el éxito reproductivo de las mujeres y, de hecho, estas familias se asociaron con una fertilidad mayor en el caso de los hombres.[52]

La relación negativa entre el tamaño de la familia y la supervivencia de los

ly size and achievement, University of California, Los Ángeles, 1989; D. B. Downey, "Number of siblings and intellectual development: The resource dilution explanation", *American Psychologist,* 56, 2001, pp. 497-504.

[47] M. A. Gibson y R. Mace, "An energy-saving development initiative increases birth rate and childhood malnutrition in rural Ethiopia", *PLoS Medicine,* 3, 2006, pp. 576-584; J. N. Hobcraft, J. W. McDonald y S. O. Rutstein, "Demographic determinants of infant and early child mortality: A comparative analysis", *Population Studies,* 39, 1985, pp. 363-385; S. O. Rutstein, *Infant and child mortality: Levels, trends and demographic differentials (revised edition), World fertility survey, comparative studies,* núm. 43, International Statistic Institute, Voorburg, 1984.

[48] S. Galber y E. Voland, *supra,* n. 32; S. O. Rutstein, *supra,* n. 47; R. Sear, D. Shanley, I. A. McGregor y R. Mace, "The fitness of twin mothers: Evidence from rural Gambia", *Journal of Evolutionary Biology,* 14, 2001, pp. 433-443.

[49] N. Blurton Jones, "Bushman birth spacing: A test of optimal interbirth intervals", *Ethology and Sociobiology,* 7, 1986, pp. 91-105.

[50] P. Draper y R. Hames, "Birth order, sibling investment, and fertility among Ju/'Hoansi (!Kung)", *Human Nature,* 11, 2000, pp. 116-156; R. Pennington y H. Harpending, "Fitness and fertility among Kalahari !Kung", *American Journal of Physical Anthropology,* 77, 1988, pp. 303-319.

[51] K. Hill y A. M. Hurtado, *Aché life history: The ecology and demography of a foraging people,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1996.

[52] P. Draper y R. Hames, *supra,* n. 50; K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 51.

hijos se pudo demostrar de manera efectiva en algunas sociedades agricultoras africanas contemporáneas[53] y en poblaciones históricas americanas y europeas.[54] También hay evidencia de una relación entre el tamaño de la familia y el estatus antropométrico de los niños sobrevivientes. Se han sugerido efectos negativos en los yanomamö[55] y los shuar[56] de Sudamérica, mientras que en un análisis transnacional de 15 poblaciones en desarrollo, Desai[57] observó que la altura-en-relación-con-la-edad de los niños menores de tres se reduce significativamente por la presencia de hermanos cercanos en edad en casi todos los casos. Sin embargo, aunque se usó la misma serie de variables independientes para cada país, la magnitud del efecto fue claramente distinta en cada lugar.

Las investigaciones del éxito marital y reproductivo, que se enfocan en la división del capital heredable como la tierra o el ganado, también indican claramente que la división de recursos entre hermanos produce costos que permanecen vigentes después de la infancia. Debido a que usualmente los varones reciben la herencia, los efectos de la división de recursos son particularmente visibles en hijos varones. Por ejemplo, Mace[58] observó un efecto negativo de los hermanos mayores en el éxito reproductivo entre los gabbra de Kenia. El efecto de la división de recursos fue un tamaño reducido de sus rebaños al contraer matrimonio y que los hermanos más jóvenes se casaron a una edad posterior en comparación con sus hermanos mayores. El número de hermanas, empero, tuvo un efecto positivo moderado en el éxito reproductivo de los hombres. Se han demostrado efectos similares en los kipsigis de Kenia.[59] Gillespie, Russell y Lummaa[60] encontraron que una gran cantidad de hermanos redujo la supervivencia, pero no la

[53] J. J. Meij, D. Bodegom, J. B. Ziem *et al.,* "Quality-quantity tradeoff of human offspring under adverse environmental conditions", *Journal of Evolutionary Biology,* 22, 2009, pp. 1014-1023; B. I. Strassmann y B. Gillespie, "Life-history theory, fertility and reproductive success in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 553-562; véase también figura VI.1; sin embargo, véase M. Borgerhoff Mulder, "Brothers and sisters. How sibling interactions affect optimal parental allocations", *Human Nature,* 9, 1998b, pp. 119-162.

[54] D. Gillespie, A. Russell y V. Lummaa, "When fecundity does not equal fitness: Effects of an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 275, 2008, pp. 713-722; D. J. Penn y K. R. Smith, "Differential fitness costs of reproduction between the sexes", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 553-558; E. Voland y R. I. M. Dunbar, "Resource competition and reproduction", *Human Nature,* 6, 1995, pp. 33-49.

[55] E. H. Hagen, R. B. Hames, N. M. Craig *et al.,* "Parental investment and child health in a Yanomamö village suffering short-term food stress", *Journal of Biosocial Science,* 33, 2001, pp. 503-528.

[56] E. H. Hagen, C. Barrett y M. E. Price, "Do human parents face a quantity-quality tradeoff? Evidence from a Shuar community", *American Journal of Physical Anthropology,* 130, 2006, pp. 405-18.

[57] S. Desai, "When are children from large families disadvantaged? Evidence from cross-national analyses", *Population Studies,* 49, 1995, pp. 195-210.

[58] R. Mace, "Biased parental investment and reproductive success in Gabbra pastoralists", *Behavoural Ecology and Sociobiology,* 38, 1996, pp. 75-81.

[59] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 53.

[60] D. Gillespie, A. Russell y V. Lummaa, *supra,* n. 54.

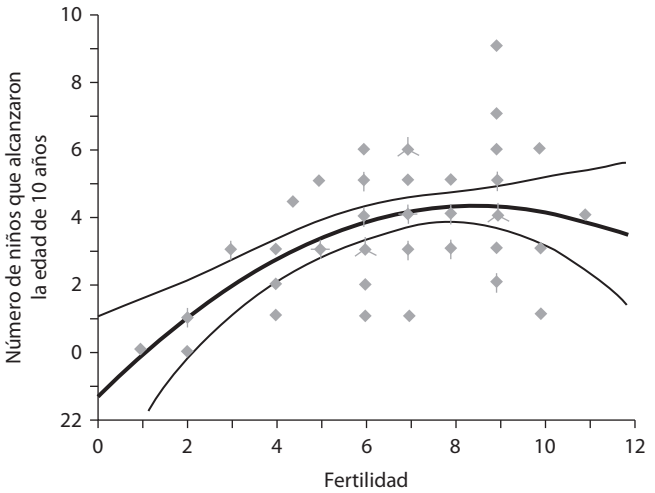


Figura vi.1. *Relación entre la fertilidad femenina y el número de descendientes que alcanzaron los 10 años de edad en los dogon de Mali, más un nivel de confianza de 95%. Cada pétalo representa un dato adicional. La fertilidad alta se asocia con una mortalidad infantil mayor; la fertilidad intermedia maximiza el número de hijos que sobreviven.*

Fuente: Adaptado de B. I. Strassmann y B. Gillespie, "Life-history theory, fertility and reproductive success in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 553-562.

fertilidad de los sobrevivientes en Finlandia en los siglos xviii y xix. No obstante, este análisis no evaluó los efectos específicos de cada sexo. En un análisis de información del siglo xix en Suecia, Low[61] encontró que el éxito reproductivo de hombres y mujeres se redujo conforme aumentó el número de hermanos, pero el efecto fue especialmente visible en hombres, en particular cuando los hermanos eran varones. Voland y Dunbar[62] mostraron que en Alemania en los siglos xviii y xix, el número de hermanos del mismo sexo redujo la posibilidad de casarse, lo cual posiblemente reduce el éxito reproductivo de ambos sexos.

En resumen, numerosas investigaciones nos muestran evidencia que confirma que la familia humana está caracterizada por un intercambio entre la calidad y la cantidad de los hijos. Sin embargo, para cada resultado considerado (como pueden ser la supervivencia, la salud o el éxito reproductivo), los efectos de un tamaño grande de familia parecen algo variables y en un número significativo de investigaciones no se observan intercambios o éstos tienen efectos positivos. Los problemas metodológicos podrían ser la causa, en gran medida, de esta varianza. En particular, los intercambios podrían no ser detectados cuando no hay

[61] B. S. Low, "Reproductive life in 19th-century Sweden: An evolutionary perspective on demographic phenomena", *Ethology and Sociobiology,* 12, 1991, pp. 411-448.

[62] E. Voland y R. I. M. Dunbar, *supra,* n. 54.

RECUADRO VI.2. MEDIR EL ESTATUS SOCIAL EN HUMANOS

La evaluación precisa de las diferencias en acceso a recursos entre individuos constituye uno de los retos de las investigaciones sobre la historia de vida porque el estatus social es al mismo tiempo multidimensional y dinámico. Por ejemplo, Braveman y sus colegas[a] critican el acercamiento común de usar indicadores como la ocupación, el nivel educativo y el ingreso como medidas socioeconómicas en investigaciones (que en otros aspectos sí son más sofisticadas) sobre la salud y el desarrollo. En realidad, estas medidas muchas veces varían con un grado sorprendente de independencia entre sí, por lo que representan distintos dominios que han tenido una influencia variada sobre el fenotipo. También señalan la ineptitud del uso del ingreso como la medida más común de la riqueza material en sociedades prósperas.[b] Esto se debe en parte a que la información sobre los ingresos proviene de la gente y no se puede confiar en las investigaciones con base en encuestas, pero también es problemática porque evalúa la generación de recursos en el momento de la encuesta en lugar de medir la cantidad acumulada de recursos, que en gran medida está determinada por actividades económicas anteriores y por la herencia familiar.[c] Las medidas de ingresos pueden ser particularmente inapropiadas en el caso de individuos ancianos jubilados o individuos jóvenes que estudian y que pocas veces son independientes económicamente (la muestra poblacional dominante de muchos psicólogos evolucionistas). Así, las medidas alternativas del estatus social, que evalúan de forma más directa la riqueza, como la propiedad o los bienes, la calidad de las colonias o barrios o las medidas de los "activos líquidos", se necesitan usar con mayor frecuencia.[d]

Von Rueden, Gurven y Kaplan[e] también cuestionaron la suposición de que las comunidades recolectoras que no tienen riqueza material significativa o herencia intergeneracional se puedan considerar "igualitarias". Al usar información de los tsimane de Bolivia, documentaron una variación considerable entre las dimensiones de la condición física, la acumulación de recursos, la ayuda de la sociedad y el nivel de aculturación; cada una de las dimensiones anteriores tiene relaciones independientes con evaluaciones múltiples de estatus social, incluyendo el respeto reconocido, la influencia en la comunidad y la probabilidad de ganar peleas. Reiches y sus colegas[f] indican que conceptualizar y medir el acceso a recursos a nivel individual es problemático en tanto que los recursos en todas las sociedades constituyen "presupuestos energéticos conjuntos" compartidos entre familiares y las personas en general. A la luz de estas importantes aseveraciones, los investigadores deberían experimentar con distintos acercamientos para medir los estatus sociales en sus propios análisis y conservar un ojo crítico al enfrentarse a afirmaciones frecuentes en las que se dice que la variación de recursos se ha "controlado" por medio de ajustes estadísticos.

[a] P. A. Braveman, C. Cubbin, E. Susan *et al.,* "Socioeconomic status in health research: One size does not fit all", *Journal of the American Medical Association,* 294, 2005, pp. 2879-2888.

[b] D. Nettle y T. V. Pollet, "Natural selection on male wealth in humans", *American Naturalist,* 172, 2008, pp. 658-666.

[c] Por ejemplo, L. A. Keister, "Sharing the wealth: The effect of siblings on adults' wealth ownership", *Demography,* 40, 2003, pp. 521-542.

[d] P. A. Braveman, C. Cubbin, E. Susan *et al., supra,* n. a; D. W. Lawson y R. Mace, "Trade-offs in modern parenting: A longitudinal study of sibling competition for parental care", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 170-183.

[e] C. von Rueden, M. Gurven y H. Kaplan, "The multiple dimensions of male social status in an Amazonian society", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 402-415.

[f] M. W. Reiches, P. T. Ellison, S. F. Lipson *et al.,* "Pooled energy budget and human life history", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 421-429.

suficiente control sobre los niveles de recursos de las familias.[63] Esto puede ser un problema particular en investigaciones de poblaciones de cazadores-recolectores relativamente igualitarias en las que, a diferencia de comunidades agrícolas o asalariadas, no se observa una variación relevante de recursos entre las familias.[64]

[63] A. J. van Noordwijk y G. de Jong, *supra,* n. 9.

[64] P. Draper y R. Hames, *supra,* n. 50; K. Hill y H. Kaplan, *supra,* n. 7; véase también recuadro VI.2.

Sin embargo, ¿deberíamos prever un patrón uniforme de efectos del intercambio calidad-por-cantidad en diferentes culturas? Los niños usualmente contribuyen de forma significativa a la economía en sociedades tradicionales, por ejemplo mediante la recolección, y pueden jugar un papel importante de "alopaternidad".[65] Mientras que los beneficios de estas conductas rara vez compensan el consumo de los recursos familiares, estas actividades pueden modificar el costo local de la competencia entre hermanos por recursos. Otros patrones de crianza cooperativa en la que los familiares comparten la responsabilidad de criar a los hijos también podrían reducir los intercambios.[66] En muchos contextos, los hermanos pueden servir como aliados políticos valiosos, por ejemplo, al brindar una ventaja en disputas comunitarias o al acceder a territorios vecinos de caza o recolección.[67] Los riesgos ambientales asociados con la socioecología local y los niveles de desarrollo económico también modifican las relaciones entre el cuidado parental y el desarrollo de los descendientes, pues establecen diferentes funciones del intercambio calidad/cantidad.[68] Analizaré lo anterior más adelante en el contexto de la modernización. Finalmente, los patrones variables transculturales de inversión parental pueden depender del sexo o el orden de nacimiento de los hijos y, así, alteran los costos y beneficios de los hermanos.[69]

La optimización del tamaño de la familia en sociedades tradicionales

Mecanismos de optimización de la fertilidad

El acercamiento de la psicología evolucionista predice que las historias de vida observadas son ecológicamente óptimas para cada individuo en términos de su aptitud.[70] Se han propuesto algunos mecanismos por medio de los cuales los organismos humanos reaccionan a la sociología local para optimizar el intercambio calidad/cantidad. A nivel fisiológico, por ejemplo, la supresión automática de la ovulación por medio de la amenorrea de la lactancia, que sucede al ama-

[65] K. L. Kramer, "Children's help and the pace of reproduction: Cooperative breeding in humans", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 224-237; R. Sear y R. Mace, *supra,* n. 42.

[66] S. Desai, "Children at risk: The role of family structure in Latin America and West Africa", *Population and Development Review,* 18, 1992, pp. 689-717; S. Desai, *supra,* n. 57; R. Sear y R. Mace, *supra,* n. 42.

[67] P. Draper y R. Hames, *supra,* n. 50.

[68] D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 12; R. J. Quinlan, "Human parental effort and environmental risk", *Proceedings of the Royal Society B,* 247, 2007, pp. 121-125; B. Winterhalder y P. Leslie, "Risk-sensitive fertility: The variance compensation hypothesis", *Evolution and Human Behavior,* 23, 2002, pp. 59-82.

[69] Lo anterior se analiza con mayor detalle en el capítulo VII.

[70] A veces se le llama *hipótesis de optimización individual;* R. A. Pettifor, C. M. Perrins y R. H. McCleery, *supra,* n. 10.

RECUADRO VI.3. SUSPENSIÓN REPRODUCTIVA Y DESÓRDENES ALIMENTICIOS EN MUJERES

Varios psicólogos evolucionistas sostienen que los desórdenes alimenticios en mujeres, como la anorexia y la bulimia, tienen su origen en un mecanismo evolucionado de regulación de la fertilidad que en realidad fue benéfico en entornos ancestrales.[a] Esta hipótesis está basada en dos observaciones. La primera es que al encarar condiciones ecológicas pobres, el éxito reproductivo de una vida puede mejorar al posponer la reproducción hasta que las circunstancias sean más favorables.[b] Segundo, de acuerdo con la hipótesis de *adiposidad crítica,* la reducción de la adiposidad corporal que excede cierto límite provoca la suspensión de la ovulación.[c] Así, se sostiene que la reducción voluntaria de peso evolucionó como una estrategia para posponer la reproducción cuando señales sociales o ecológicas predicen un resultado pobre para la reproducción. Se arguye que en el Occidente contemporáneo este mecanismo se activa a niveles patológicos por señales similares (y de cierta forma, amplificadas).

En mi opinión, esta *hipótesis de la suspensión reproductiva* (HSR) es endeble porque tiene varios problemas fundamentales que no se han solucionado en investigaciones afines. El problema más importante es que, aunque los evolucionistas reproductivos han demostrado que las condiciones ambientales severas tienen una relación con la supresión temporal de la ovulación, el efecto de estas condiciones no responde a la voluntad del individuo, sino que sucede naturalmente (se debe, por ejemplo, a escasez local de comida) y es activado por vías fisiológicas automáticas.[d] Nunca se ha observado un rechazo *voluntario* a la comida como respuesta a condiciones ambientales severas. Además, esta hipótesis sugiere que una simple regulación de la adiposidad corporal sería suficiente para regular la fertilidad; por lo anterior, la hipótesis de adiposidad corporal se ha considerado demasiado simplista.[e] Los partidarios de la HSR tampoco han logrado presentar un modelo formal de costo-beneficio de la estrategia ancestral propuesta; de hecho, la inanición voluntaria en condiciones ambientales severas (incluso durante periodos cortos) elevaría los riesgos de mortalidad. En su lugar, la evidencia central presentada por la HSR ha constado de demostraciones repetidas de una asociación positiva entre desórdenes alimenticios y varios indicadores de estrés social y "que las madres no estaban preparadas para tener hijos" en mujeres occidentales.[f] Estas asociaciones son consistentes con la HSR, pero no son particularmente atribuibles a esta hipótesis. En consecuencia, la HSR es un ejemplo infortunado del estereotipo de la psicología evolucionista de "narrativa adaptativa": desconectada de las investigaciones antropológicas actuales y sostenida sobre poco rigor teórico y empírico.

[a] Por ejemplo, véase J. Anderson y C. Crawford, "Modeling costs and benefits of adolescent weight control as a mechanism for reproductive suppression", *Human Nature,* 3, 1992, pp. 299-334; M. N. Juda, L. Campbell y C. B. Crawford, "Dieting Symptomatology in women and perceptions of social support: An evolutionary approach", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 200-208. C. Salmon y C. Crawford, "Anorexic behaviour, female competition and stress: Developing the female competition stress test", *Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 96-112; C. Salmon, C. Crawford, L. Dane y O. Zuberbier, "Ancestral mechanisms in modern environments", *Human Nature,* 19, 2008, pp. 103-117.

[b] S. K. Wasser y D. P. Barash, "Reproductive suppression among female mammals: Implications for biomedicine and sexual selection theory", *Quarterly Review of Biology,* 58, 1983, pp. 513-538; G. C. Williams, "Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle", *American Naturalist,* 100, 1966, pp. 687-690.

[c] R. E. Frisch y J. W. McArthur, "Menstrual cycles: Fatness as a determinant of minimum weight for height necessary for their maintenance or onset", *Science,* 185, 1974, pp. 949-951.

[d] G. Bentley, "Aping our ancestors: Comparative aspects of reproductive ecology", *Evolutionary Anthropology,* 7, 1999, pp. 175-185; P. T. Ellison, "Human ovarian function and reproductive ecology: New hypotheses", *American Anthropologist,* 92, 1990, pp. 933-952; P. T. Ellison, "Energetics and reproductive effort", *American Journal of Human Biology,* 15, 2003, pp. 342-351.

[e] Véanse referencias en C. N. Mircea, M. E. Lujan y R. A. Pierson, "Metabolic fuel and clinical implications for female reproduction", *Journal of Obstetrics and Gynaecology Canada,* 29, 2007, pp. 887-902.

[f] Usualmente, estudiantes universitarias de Norteamérica.

mantar a un infante o como consecuencia del estrés físico intenso o de un fuerte déficit nutricional, impide la concepción y la distribución subsecuente de la inversión parental en un momento en el que los descendientes actuales son particularmente vulnerables.[71]

A nivel psicológico, podemos esperar que las decisiones reproductivas se regulen por mecanismos cognitivos equivalentes que utilicen la información ambiental de las relaciones observadas o esperadas entre inversión parental y el desarrollo de los descendientes.[72] Varias investigaciones experimentales muestran que estos mecanismos cognitivos son importantes reguladores de la conducta fértil en muchos taxones de animales. Por ejemplo, Eggers y sus colegas[73] demostraron que cuando los arrendajos funestos *(Perisoreus infaustus)* escuchan sonidos de depredadores (incluso si son producidos artificialmente con grabadoras) buscan nidos mejor protegidos o ajustan el tamaño de las puestas, sin importar cuál sea el número real de depredadores. En humanos, las formas de regulación de la fertilidad muchas veces están institucionalizadas en prácticas culturales, como las reglas que regulan el matrimonio, la herencia, el celibato, la concepción y en casos extremos el infanticidio y el abandono.[74] En sociedades modernas también se ha sostenido que podemos agregar el uso individual de tecnologías reproductivas nuevas como el aborto y los tratamientos de fertilidad artificial a la lista de herramientas estratégicas disponibles para optimizar el tiempo de la reproducción y el tamaño de las familias.[75]

Fertilidad óptima y fertilidad observada

Los ecologistas que estudian la conducta animal han puesto a prueba la hipótesis de optimización individual; ellos predijeron que ni la adición ni la extracción experimental de descendientes resultarían en una mejor aptitud biológica de los

[71] G. Bentley, "Aping our ancestors: Comparative aspects of reproductive ecology", *Evolutionary Anthropology,* 7, 1999, pp. 175-185; P. T. Ellison, "Human ovarian function and reproductive ecology: New Hypotheses", *American Anthropologist,* 92, 1990, pp. 933-952; P. T. Ellison, "Energetics and reproductive effort", *American Journal of Human Biology,* 15, 2003, pp. 342-351; véase también R. G. Bribiescas, "Reproductive ecology and life history of the human male", *American Journal of Physical Anthropology,* 116, 2001, pp. 148-176.

[72] H. Kaplan, "A theory of fertility and parental investment in traditional and modern human societies", *Yearbook of Physical Anthropology,* 39, 1996, pp. 91-135; H. Kaplan y S. Gangestad, *supra,* n. 8; sin embargo, véase recuadro VI.3.

[73] S. Eggers, M. Griesser, M. Nystrand y J. Ekman, "Predation risk induces changes in nestsite selection and clutch size in the Siberian Jay", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 701-706.

[74] S. B. Hrdy, *Mother Nature: A history of mothers, infants and natural selection,* Pantheon, Nueva York, 1999; H. Kaplan, *supra,* n. 72.

[75] Por ejemplo, véase J. Lycett y R. I. M. Dunbar, "Abortion rates reflect the optimization of paternal investment strategies", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 2355-2358.

padres al compararlos con los grupos (puestas) de control.[76] Los antropólogos han tenido que usar métodos alternativos. Uno de éstos ha sido determinar el nivel de fertilidad que genera el beneficio más alto para la aptitud (controlando las diferencias de recursos parentales) y luego comparar este nivel de fertilidad con la moda poblacional. Si la fertilidad está optimizada en la población de manera natural, entonces la fertilidad optimizada (manipulada artificialmente por los investigadores) y la fertilidad promedio de la población deberían ser iguales.

Las investigaciones sobre los !kung[77] y los aché[78] revelan una relación lineal positiva entre el número de descendientes y el éxito reproductivo vitalicio de la madre, con una pendiente considerable. Esto implica que ambos grupos de cazadores-recolectores fracasaron al optimizar el tamaño de la familia, porque la aptitud más alta se pudo conseguir al incrementar la fertilidad más allá de los niveles observados. En la investigación de Borgerhoff Mulder[79] sobre los kipsigis, él identificó un intercambio calidad/cantidad en el tamaño de la familia en el que los números intermedios de descendientes maximizaron el número de nietos de las mujeres, pero no de los hombres. Para las mujeres, lo óptimo calculable corresponde con la moda poblacional. En los dogon, Strassmann y Gillespie[80] encontraron que el tener una familia grande tenía un claro efecto negativo en los índices de supervivencia infantil, de tal modo que un nivel intermedio de fertilidad (ocho descendientes) optimizó el éxito reproductivo.[81] La mayoría de las mujeres tenían una fertilidad finalizada dentro de los límites de este estimado, lo cual llevó a los autores a concluir que el tamaño de familia observado optimizó la aptitud de los padres. Sin embargo, investigaciones subsecuentes sobre la supervivencia infantil que intentaron replicar los resultados de Strassmann y Gillespie encontraron poca evidencia de que los niveles intermedios de fertilidad optimizaran el número de descendientes que sobrevivirían.[82]

Los resultados variables de estas investigaciones se deben en gran medida a la dificultad inherente de calcular la fertilidad óptima a partir de la información disponible.[83] El éxito reproductivo vitalicio, medido por el número de descen-

[76] Por ejemplo, véase L. Gustafsson y W. J. Sutherland, *supra,* n. 10; M. H. Humphries y S. Boutin, "The determinants of optimal litter size in free-ranging red squirrels", *Ecology,* 81, 2000, pp. 2867-2877; R. A. Pettifor, C. M. Perrins y R. H. McCleery, *supra,* n. 10; J. M. Tinbergen y S. Daan, "Family-planning in the Great Tit *(Parus-Major):* Optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness", *Behaviour,* 114, 1990, pp. 161-190.

[77] P. Draper y R. Hames, *supra,* n. 50; R. Pennington y H. Harpending, *supra,* n. 50.

[78] K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 50.

[79] M. Borgerhoff Mulder, "Optimizing offspring: The quantity-quality tradeoff in agropastoral Kipsigis", *Evolution and Human Behaviour,* 21, 2000, pp. 391-410.

[80] B. I. Strassmann y B. Gillespie, *supra,* n. 53.

[81] Véase figura VI.1.

[82] Véase, por ejemplo, J. J. Meij, D. Bodegom, J. B. Ziem *et al., supra,* n. 53.

[83] K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 51.

dientes sobrevivientes o nietos probablemente sí es representativo de la aptitud biológica en muchas ecologías, siempre y cuando las tasas de mortalidad sean relativamente altas.[84] Sin embargo, muchas investigaciones que se enfocan sólo en la supervivencia de los descendientes no detectan los efectos negativos de tener una familia de gran tamaño, que sólo son observables posteriormente, a través, por ejemplo, de la muerte temprana de la madre[85] o en generaciones futuras en las que se dividen los recursos heredados.[86] Por lo tanto, estas investigaciones tienden a sobreestimar sistemáticamente el tamaño familiar óptimo. Este razonamiento es consistente con el hecho de que ninguna de las investigaciones que ha logrado demostrar una convergencia entre la fertilidad modal y óptima ha sugerido que los niveles observados se encuentran por debajo del nivel óptimo.

Riqueza y éxito reproductivo

Un acercamiento más general, que no necesita que se calcule la fertilidad óptima precisa, es considerar la covariación de la fuerza de los efectos de los intercambios en la fertilidad observada. Las investigaciones de la historia de vida usualmente operan bajo la conjetura de que los efectos negativos de la competencia entre hermanos se agravan cuando los recursos son escasos.[87] Los modelos económicos de la familia también han asumido que, debido a que los intercambios de calidad por cantidad son determinados por las "restricciones de crédito", los incrementos en el capital social o personal reducirán los efectos negativos de la alta fertilidad en los descendientes.[88] Se ha demostrado un respaldo empírico para este razonamiento en muchas investigaciones sobre animales.[89]

En humanos, se ha mostrado que los costos de una fertilidad parental alta en los descendientes individuales son menos pronunciados en estratos relativa-

[84] J. H. Jones, "The force selection on the human life cycle", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 305-314.

[85] J. J. Meij, D. Bodegom, J. B. Ziem *et al., supra,* n. 53.

[86] J. M. McNamara y A. I. Houston, "State and value: A perspective from behavioural ecology", en J. C. K. Wells, S. S. Strickland y K. N. Laland (eds.), *Social information transmission and human biology,* CRC Press, Londres, 2006, pp. 59-88.

[87] A. J. van Noordwijk y G. de Jong, *supra,* n. 9; J. Tuomi, T. Hakala y E. Haukioja, "Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution", *American Zoologist,* 23, 1983, pp. 25-34.

[88] G. S. Becker y H. G. Lewis, "Interaction between quantity and quality of children", en T. W. Schultz (ed.), *Economics of the family: Marriage, children and human capital,* Chicago University Press, Chicago, 1973, pp. 81-90; N. Grawe, "Bequest receipt and family size effects", *Economic Inquiry,* 48, 2010, pp. 156-162.

[89] Por ejemplo, véase M. S. Boyce y C. M. Perrins, "Optimizing great tit clutch size in a fluctuating evironment", *Ecology,* 68, 1987, pp. 142-153; T. S. Risch, F. S. Dobson y J. O. Murie, "Is mean litter size the most productive? A test in Columbian ground squirels", *Ecology,* 76, 1995, pp. 1643-1654.

mente más ricos en poblaciones agrícolas, tanto africanas contemporáneas[90] como europeas de los siglos XVIII y XIX.[91] Por lo tanto, la relación positiva entre la riqueza individual y la fertilidad se puede anticipar porque la competencia entre hermanos es menor cuando los costos de tener una gran familia son menores que los beneficios. Los antropólogos y demógrafos históricos han demostrado una fuerte relación positiva entre el estatus socioeconómico y la fertilidad en prácticamente todas las sociedades tradicionales donde se han estudiado estas relaciones.[92]

La optimización del tamaño de la familia en sociedades modernas

La transición demográfica

La transición demográfica se refiere al cambio poblacional de grandes a bajos índices de mortalidad y fertilidad, que ocurre normalmente en el desarrollo económico de una población que va de una economía preindustrial a una industrializada. En modelos clásicos, éste es un proceso con múltiples etapas que empieza con una reducción de las tasas de mortalidad, seguido por una reducción en la tasa de nacimientos, lo cual lleva primero a un intervalo de crecimiento incrementado de la población y luego a un intervalo de crecimiento reducido de la población.[93] Las primeras transiciones demográficas ocurrieron en el noroeste de Europa, donde la mortalidad empezó un declive secular en 1800. Ahora se ha "extendido" en todo el mundo: la mayoría de las poblaciones en desarrollo se encuentran cuando menos en la primera etapa de la transición; se proyecta que la transición estará finalizada a nivel global en 2100.[94]

Los declives iniciales de mortalidad en naciones que se están modernizando se debieron en gran medida a la innovación en la salud pública y al desarrollo en el almacenamiento de comida y transporte, que redujeron las tasas de susceptibilidad a enfermedades infecciosas y hambrunas. Los cambios en mortalidad se en-

[90] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 79; J. J. Meij, D. Bodegom, J. B. Ziem *et al., supra,* n. 53.

[91] D. Gillespie, A. Russell y V. Lummaa, *supra,* n. 54; V. Lummaa, E. Haukioja, R. Lemmetyinen y M. Pikkola, "Natural selection on human twinning", *Nature,* 1998, pp. 533-534.

[92] M. Borgerhoff Mulder, "On cultural and reproductive success: Kipsigis evidence", *American Anthropologist,* 88, 1987, pp. 617-634; L. Cronk, "Wealth, status and reproductive success among the Mukogodo", *American Anthropologist,* 93, 1991, pp. 345-360. Para un recuento, véase R. L. Hopcroft, "Sex status and reproductive success in the contemporary United States", *Evolution and Human Behavior*, 27, 2006, pp. 104-120.

[93] A. Coale y S. Watkins, *The decline of fertility in Europe,* Princeton University Press, Princeton, 1986; R. Lee, "The demographic transition: Three centuries of fundamental change", *Journal of Economic Perspectives,* 17, 2003, pp. 167-190.

[94] *Idem.*

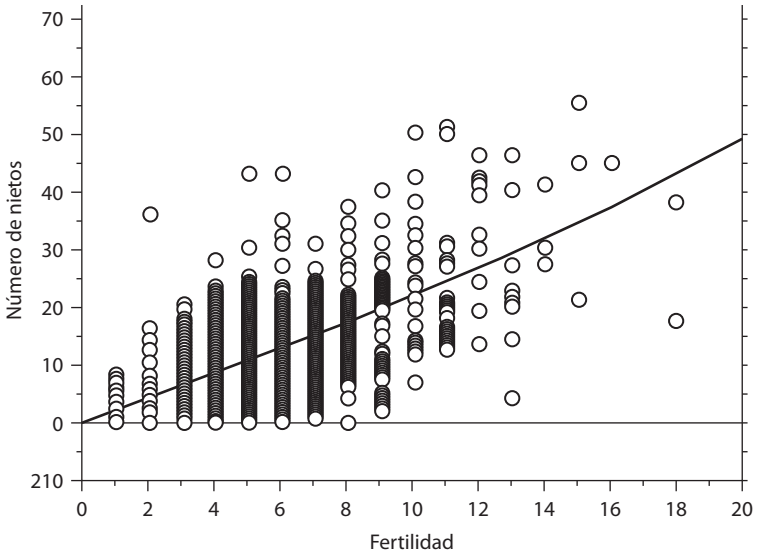


Figura vi.2. *Relación entre la fertilidad de los hombres y el número de nietos en Albuquerque, Nuevo México. Nada indica un intercambio entre fertilidad y aptitud medida por el número de nietos. La fertilidad modal es dos, pero el número de nietos se maximiza cuando la fertilidad observada es la más alta.*

Fuente: H. Kaplan, J. B. Lancaster, J. Bock y S. Johnson, "Fertility and fitness among Albuquerque men: A competitive labour market theory", en R. I. M. Dunbar (ed.), *Human reproductive decisions: Biological and social perspectives,* Macmillan, Londres, 1995, pp. 96-136.

focaron en su mayor parte en infantes y niños; la muerte se concentró en un sector relativamente pequeño de los ancianos. Después de estos desarrollos, la fertilidad comenzó a ir en declive en la mayoría de los países europeos entre 1890 y 1920.[95] Sin embargo, hay casos notables donde la reducción de fertilidad ha comenzado sin que precedan reducciones en la mortalidad; esto constituye un desafío a las teorías de transición que describen un declive de la fertilidad como resultado directo de los cambios de mortalidad. Los países menos desarrollados empezaron a reducir la fertilidad desde la década de 1960; la reducción en fertilidad ocurrió de forma más veloz en los países que actualmente ya son desarrollados.[96] La tasa de fertilidad total ha caído a menos del nivel de remplazo en prácticamente todas las poblaciones industrializadas y en muchos países en Asia oriental.

Las sociedades modernas (que ya pasaron por el proceso de transición demográfica) parecen funcionar de forma contraria a los modelos adaptativos de

[95] A. Coale y R. Treadway, "A summary of the changing distribution of overall fertility, marital fertility, and the proportion married in the provinces of Europe", en A. Coale y S. C. Watkins (eds.), *The decline of fertility in Europe,* Princeton University Press, Princeton, 1986, pp. 31-181.

[96] R. Lee, *supra,* n. 93.

optimización de la fertilidad.[97] Primero, a pesar de los considerables incrementos en la riqueza personal y el establecimiento del estado de bienestar, que busca garantizar los niveles básicos de bienestar independientemente del cuidado parental, la fertilidad se ha reducido en décadas recientes a los niveles más bajos de la historia humana aunque los niveles actuales de abundancia de recursos parecen eliminar cualquier costo evolutivo relevante de la alta fertilidad en la reproducción o la supervivencia de los descendientes. Esto lo demuestran varias investigaciones que aplican los modelos de historia de vida tradicional a la fertilidad moderna. En todos los casos, los investigadores han fracasado al tratar de identificar un intercambio entre el número de hijos y nietos, incluso en familias muy grandes, que sugiera que los tamaños de familia observados se reduzcan considerablemente por debajo de lo que sería óptimo en términos de la aptitud biológica.[98]

Segundo, aunque entre distintas sociedades hay una gran variación en la elección del momento y la velocidad de la reproducción y el número de descendientes, el declive de fertilidad dentro de las sociedades generalmente se caracteriza por una reducción notable en las familias más acaudaladas en comparación con el resto de la población.[99] Como consecuencia, la fertilidad moderna no sólo se reduce dramáticamente en comparación con las poblaciones tradicionales, sino que está tipificada por una nivelación socioeconómica.[100] Así, a diferencia de las predicciones adaptativas, las relaciones entre la riqueza y la fertilidad usualmente resultan negativas o nulas en encuestas demográficas.[101] Algunas investigaciones han sugerido que cuando la educación es constante, persisten las correlaciones positivas entre el ingreso y la fertilidad, al menos para los hombres.[102] Mas estas relaciones parecen operar con éxito en el apareamiento, no así

[97] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 8; D. R. J. Vining, "Social versus reproductive success: The central theoretical problem of human sociobiology", *Behaviour and Brain Sciences,* 9, 1986, pp. 167-216.

[98] H. Kaplan, J. B. Lancaster, J. Bock y S. Johnson, "Fertility and fitness among Albuquerque men: A competitive labour market theory", en R. I. M. Dunbar (ed.), *Human reproductive decisions: Biological and social perspectives,* Macmillan, Londres, 1995, pp. 96-136; U. Mueller, "Is there a stabilizing selection around average fertility in modern human populations?", *Population and Development Review,* 27, 2001, pp. 469-498; véase también figura VI.2.

[99] G. Clark y N. Cummins, "Urbanization, mortality, and fertility in Malthusian England", *American Economic Review,* 99, 2009, pp. 242-247; M. Livi-Bacci, "Social-group forerunners of fertility control in Europe", en A. Coale y S. C. Watkins (eds.), *The decline of fertility in Europe,* Princeton University Press, Princeton, 1986, pp. 182-200.

[100] D. Nettle y T. V. Pollet, "Natural selection on male wealth in humans", *American Naturalist,* 172, 2008, pp. 658-666.

[101] H. Kaplan *et al.,* 1995, *supra,* n. 98; H. Kaplan, J. B. Lancaster, W. T. Tucker y K. G. Anderson, "Evolutionary approach to below replacement fertility", *American Journal of Human Biology,* 14, 2002, pp. 233-256; D. W. Lawson y R. Mace, "Optimizing modern family size: Trade-offs between fertility and the economic costs of reproduction", *Human Nature,* 21, 2010, pp. 39-61.

[102] M. Fieder y S. Huber, "The effects of sex and childlessness on the association between status

en el acto reproductivo como tal (es decir, influyen en los niveles de falta de descendientes, en lugar de influir en el tamaño de familia de los individuos que se reproducen), y son considerablemente más débiles que las relaciones observadas en sociedades tradicionales.[103] Los modelos evolutivos alternativos que destacan las limitaciones inherentes en los mecanismos evolucionados de adaptación se han hecho populares, consecuentemente, como explicaciones para el declive moderno de la fertilidad humana.

La mala adaptación a las nuevas tecnologías anticonceptivas

No siempre podemos anticipar una conducta adaptativa en tanto que los entornos actuales son distintos a las condiciones ancestrales en las que evolucionaron nuestros mecanismos de regulación de fertilidad, fisiológicos y cognitivos.[104] Los patrones modernos de fertilidad podrían, por lo tanto, explicarse por medio de la interacción de adaptaciones formadas ancestralmente con los nuevos factores socioecológicos. Desde esta perspectiva, muchos psicólogos evolucionistas han propuesto que la disponibilidad generalizada de tecnología anticonceptiva eficiente en entornos modernos niega la asociación ancestral entre las relaciones sexuales y la reproducción.[105]

Para respaldar este punto de vista, Perusse[106] ha mostrado que los hombres más acaudalados logran tasas más altas de copulación que los hombres más pobres; así, propone que sin el acceso a métodos anticonceptivos, los ricos se reproducirían más que los pobres.[107] La importancia de las tecnologías anticonceptivas en la regulación de la conducta de la fertilidad, sin embargo, es refutada por demógrafos evolucionistas y económicos porque la transición demográfica europea se inició aparentemente por el *coitus interruptus* y porque estos modelos no logran explicar la demanda que provocó la invención y la distribución de las tecnologías anticonceptivas modernas.[108] Además, hay investigaciones que registran otras fuertes motivaciones sociales que provocan que la reproducción y

and reproductive output in modern society", *Evolution and Human Behavior,* 28, 2007, pp. 392-398; R. L. Hopcroft, *supra,* n. 92; D. Nettle y T. V. Pollet, *supra,* n. 100.

[103] D. Nettle y T. V. Pollet, *supra,* n. 100.

[104] W. Irons, "Adaptively relevant environments versus the environment of evolutionary adaptedness", *Evolutionary Anthropology,* 6, 1998, pp. 194-204.

[105] J. H. Barkow y N. Burley, "Human fertility, evolutionary biology, and the demographic transition", *Ethology and Sociobiology,* 1, 1980, pp. 162-180.

[106] D. Perusse, "Cultural and reproductive success in industrial societies: Testing the relationship at the proximate and ultimate levels", *Behavioral and Brain Sciences,* 16, 1993, pp. 267-323.

[107] S. Kanazawa, "Can evolutionary psychology explain reproductive behaviour in the contemporary United States?", *Sociological Quarterly,* 44, 2003, pp. 291-302.

[108] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 8; R. Lee, *supra,* n. 93.

el cuidado de los hijos sean diversos de la actividad sexual; dichos estudios también critican la simplicidad de la hipótesis de Perusse.[109]

La evolución cultural del declive de la fertilidad

Los investigadores de la evolución cultural han promovido sus propias explicaciones de la conducta moderna de la fertilidad. Estos modelos tienen mucho en común con un número creciente de demógrafos sociales que rechazan la perspectiva de elección racional individual de la demografía económica en favor de modelos de dispersión cultural e influencia social.[110] Boyd y Richerson,[111] por ejemplo, sostienen que a lo largo de nuestra historia la conducta imitativa asociada con el prestigio social constituyó un mecanismo eficiente para mejorar la aptitud individual. En las sociedades tradicionales, la imitación de patriarcas y matriarcas reverenciados provocaría que los individuos intentasen conseguir una fertilidad alta similar. La modernización ofrece nuevos roles sociales de prestigio, como son los maestros o los líderes en el ámbito laboral. En la competencia por estas posiciones sociales, los individuos tienen mejores oportunidades conforme más se invierta en su educación y más produzcan lejos de sus familias; el costo es la fertilidad limitada. Así, la imitación de los individuos prestigiosos podría consecuentemente provocar que los individuos no busquen el nivel óptimo de fertilidad; esto produce un declive en la fertilidad. Esta hipótesis, sin embargo, no explica satisfactoriamente por qué los primeros individuos decidieron limitar su fertilidad en las primeras etapas de la transición demográfica[112] y tampoco toma en cuenta que el prestigio social está también constituido por normas y valores sociales.[113]

Newson y sus colegas[114] ofrecen una perspectiva alternativa que combina los modelos de aprendizaje social y la importancia del tamaño de la familia en la

[109] C. Foster, "The limits to low fertility: A biosocial approach", *Population and Development Review,* 26, 2000, pp. 209-234; A. Rotkirch, "All that she wants is a(nother) baby? Longing for children as a fertility incentive of growing importance", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007, pp. 89-101.

[110] Véase J. Bongaarts y S. C. Watkins, "Social interactions and contemporary fertility transactions", *Population and Development Review,* 22, 1996, pp. 639-682; H. P. Kohler, *Fertility and social interaction,* Oxford University Press, Oxford, 2001; M. R. Montgomery y J. B. Casterline, "Social learning, social influences, and new models of fertility", *Population and Development Review,* 22, 1996, pp. 151-175.

[111] R. Boyd y P. J. Richerson, *Culture and the evolutionary process,* University of Chicago Press, Chicago, 1985.

[112] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 8.

[113] L. Newson, T. Postmes, S. E. G. Lea y P. Webley, "Why are modern families small? Toward an evolutionary and cultural explanation for the demographic transition", *Personality and Social Psychology Review,* 9, 2005, pp. 360-375.

[114] *Idem.*

historia de vida humana. Ellos sugieren que se espera que los parientes ejerzan presión social y recompensen la reproducción al menos cuando las condiciones son favorables, pues esto lleva a beneficios para la aptitud inclusiva. Así, las sociedades tradicionales, caracterizadas por la interacción frecuente y constante con los parientes, provocan que la norma sea la fertilidad alta, pues ésta optimiza la aptitud. Sin embargo, la modernización cultural cambia la naturaleza de las redes sociales por medio de la fragmentación de la familia extendida. A las personas que no son nuestros parientes les interesa poco promover nuestra fertilidad y, por lo tanto, las estrategias de alta fertilidad reciben menos respaldo social, lo cual promueve normas de fertilidad potencialmente maladaptativas.

Para respaldar este modelo, Newson y sus colegas[115] informaron que en experimentos con "juegos de rol", los individuos que adoptaron el rol de amigos (a diferencia de los que adoptaron el papel de familiares) daban en menor medida consejos favorables sobre la reproducción. La validez de la *hipótesis de la influencia de los parientes* se basa en la demostración del papel de las redes de parientes en las decisiones reproductivas reales y no imaginadas y en demostrar la influencia más allá de la respuesta de los beneficios económicos de la presencia o ausencia de familiares. Pocos estudios hablan actualmente de este punto. En una investigación reciente, Mace y Colleran[116] señalan que el uso generalizado de anticonceptivos (normalmente considerados precursores del declive de la fertilidad) no tuvo la influencia del uso de anticonceptivos en la familia extendida, una vez que se habían tomado en cuenta los factores del nivel económico de los individuos.

Modelos de inversión parental en la fertilidad moderna

Aunque parece obvio que la fertilidad limitada no influye en la supervivencia de los descendientes o en el éxito reproductivo de las familias modernas, las investigaciones en las ciencias sociales confirman que la alta fertilidad conlleva varios importantes costos para los descendientes y los padres.[117] Por esta razón, los psicólogos evolucionistas, así como muchos demógrafos económicos, se han resistido al punto de vista de que la modernización provoca que la decisión de

[115] L. Newson, T. Postmes, S. E. G. Lea *et al.,* "Influences on communication about reproduction: The cultural evolution of low fertility", *Evolution and Human Behaviour,* 23, 2007, pp. 199-210.

[116] R. Mace y H. Colleran, "Kin influence on the decision to start using modern contraception: A longitudinal study from rural Gambia", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 472-477.

[117] Véase figura VI.3.

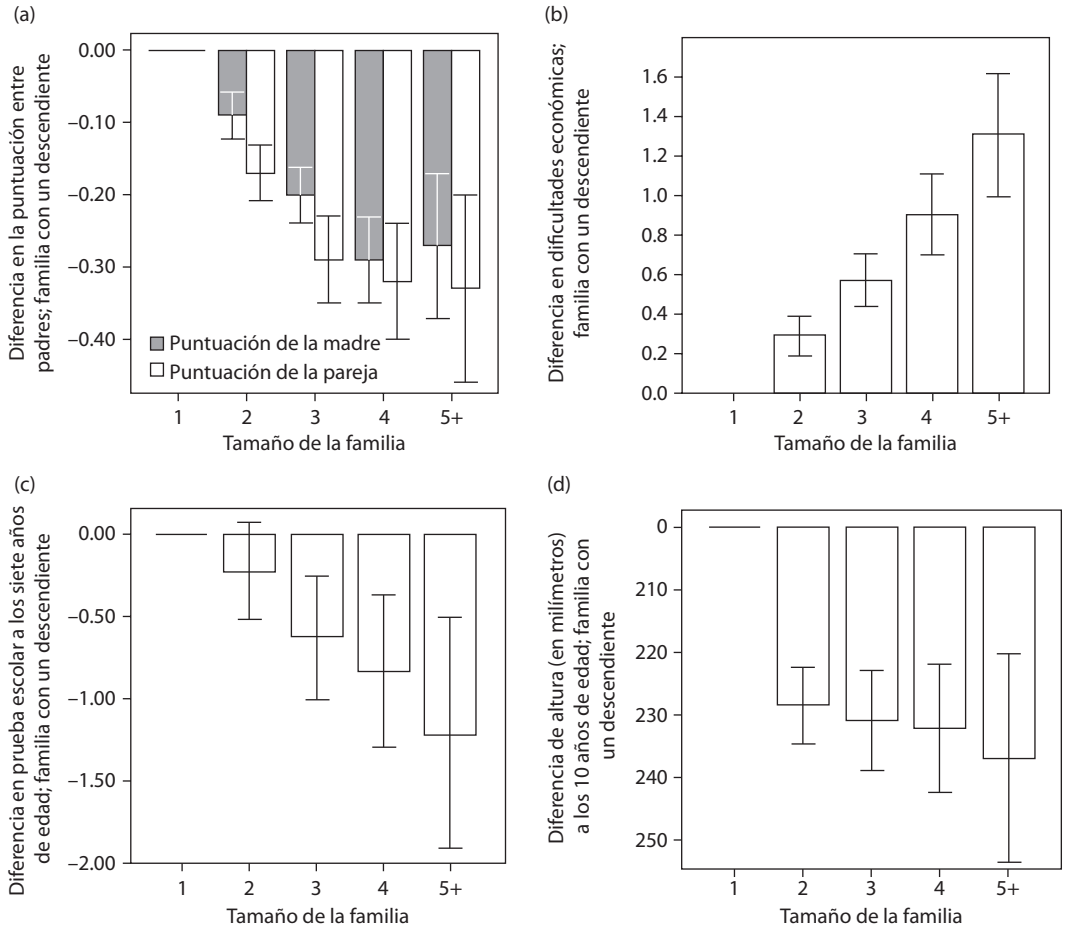


Figura VI.3. *Tamaño de la familia, inversión parental y desarrollo infantil en las familias británicas contemporáneas. La relación entre el tamaño de la familia y (a) el tiempo dedicado al cuidado de los hijos, de padres y madres, entre el año y los nueve años de edad;*[a] *(b) la percepción materna de las dificultades económicas desde el nacimiento hasta los siete años de edad;*[b] *(c) resultados de pruebas escolares a los siete años;*[c] *(d) altura de los niños a los 10 años de edad.*[d] *Los niños con más hermanos reciben menos tiempo de sus padres, crecen en casas con mayor estrés económico y exhiben un desarrollo físico y cognitivo/académico relativamente pobre. Intervalos de confianza a 95 por ciento.*

Fuente: Información de la *Avon Longitudinal Study of Parents and Children,* un gran estudio de cohortes (n = 14 000+) de niños nacidos entre 1991 y 1992.

[a] D. W. Lawson y R. Mace, "Trade-offs in modern parenting: A longitudinal study of sibling competition for parental care", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 170-183.

[b] D. W. Lawson y R. Mace, "Optimizing modern family size: Trade-offs between fertility and the economic cost of reproduction", *Human Nature,* 21, 2010, pp. 39-61.

[c] D. W. Lawson, *The behavioural ecology of modern families: A longitudinal study of parental investment and child development,* University College London, Londres, 2009, tesis de doctorado sin publicar.

[d] *Idem;* D. W. Lawson y R. Mace, "Sibling configuration and childhood growth in contemporary British families", *International Journal of Epidemiology,* 37, 2008, pp. 1408-1421.

reproducirse se disocie de los costos y beneficios, reales o percibidos, de criar hijos.[118]

Lawson y Mace,[119] por ejemplo, demostraron que la fertilidad alta en Gran Bretaña actualmente tiene relación con la percepción materna de dificultades económicas, incluso cuando se estudió un gran rango de niveles socioeconómicos. El tamaño de la familia también tiene una fuerte influencia negativa en la asignación del tiempo de cuidado en hijos individuales, tanto de padres como de madres; el tamaño de la familia tiene una influencia mayor en el tiempo de inversión parental en la primera década de vida que cualquier otra variante independiente considerada, incluyendo indicadores socioeconómicos y la edad de los padres.[120] Varias investigaciones en países desarrollados muestran que los niños en familias grandes tienen peores resultados en pruebas de coeficiente intelectual y en pruebas académicas a lo largo de sus vidas, un patrón reconocido como una de las relaciones más estables en el estudio de la educación.[121] También hay evidencia de que la presencia de hermanos tiene relación con el déficit de crecimiento infantil, que podría deberse a la atención parental reducida al cuidado de la salud o la nutrición en los primeros años de vida.[122] Keister,[123] por ejemplo, demostró que el número de hermanos es también un fuerte determinante de la posibilidad de recibir una herencia o un fondo fiduciario.[124]

Considerando estos efectos de intercambios entre calidad y cantidad es posible que la poca fertilidad moderna siga siendo adaptativa a largo plazo si tomamos en cuenta que los déficits inmediatos en el éxito reproductivo podrían finalmente ser compensados por los beneficios de una herencia de riqueza u otros indicadores de la supervivencia del linaje. Varios investigadores modelaron esta

[118] H. Kaplan, J. B. Lancaster, W. T. Tucker y K. G. Anderson, *supra,* n. 101; D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 101; R. Mace, *supra,* n. 7.

[119] D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 101.

[120] *Ibid.,* n. 12.

[121] J. Blake, *supra,* n. 46; D. B. Downey, "When bigger is not better: Family size, parental resources and children's educational performance", *American Sociological Review,* 60, 1995, pp. 746-761; D. B. Downey, *supra,* n. 46; D. W. Lawson, *The behavioural ecology of modern families: A longitudinal study of parental investment and child development*, University College London, Londres, 2009, tesis de doctorado sin publicar; L. Steelman, B. Powell, R. Werum y S. Carter, "Reconsidering the effects of sibling configuration: Recent advances and challenges", *Annual Review of Sociology,* 28, 2002, pp. 243-269.

[122] H. Kaplan, J. B. Lancaster, J. Bock y S. Johnson, *supra,* n. 98; L. A. Keister, "Sharing the wealth: The effect of siblings on adults' wealths ownership", *Demography,* 40, 2003, pp. 521-542; L. A. Keister, "Race, family structure, and wealth: The effect of childhood family on adult asset ownership", *Sociological Perspectives,* 47, 2004, pp. 161-187.

[123] L. A. Keister, 2003, *supra,* n. 122.

[124] Véase también T. M. Cooney y P. Uhlenberg, "Support from parents over the life course: The adult child's perspective", *Social Forces,* 71, 1992, pp. 63-84.

situación hipotética.[125] Alternativamente, Kaplan[126] sostiene que la baja fertilidad moderna sí es realmente maladaptativa; sin embargo, es el producto de una psicología evolucionada que regula la reproducción en equilibrio con los efectos locales de inversión parental en el estatus de los descendientes. Esta psicología no funciona de forma adaptativa en contextos modernos porque los factores nuevos, como el establecimiento de economías salariales basadas en habilidades, propician un ambiente de competencia radical por el estatus que es difícil de entender en términos de supervivencia o beneficios reproductivos.[127]

Ambas perspectivas tienen en común una predicción clave que desafía el modelo estándar de los intercambios de la historia de vida: para favorecer la fertilidad baja en un momento de prosperidad económica y favorecer también las relaciones negativas o nulas dentro de la población entre el estatus socioeconómico y la fertilidad, la modernización cultural debe establecer una competencia por recursos inusualmente intensa entre hermanos *cuando los recursos son relativamente abundantes en lugar de escasos.* La evidencia de esta modificación se está acumulando (aunque a veces es poco confiable) porque hasta hace poco, pocas investigaciones han considerado directamente variaciones en funciones de intercambios en relación con la modernización o entre estratos socioeconómicos dentro de poblaciones modernas.

Los altos niveles de riesgo extrínseco en la supervivencia y desarrollo de los descendientes caracterizan a las poblaciones tradicionales, lo cual provoca una disminución sustancial de los beneficios a la inversión parental; en este contexto la supervivencia de algunos descendientes es aleatoria.[128] De acuerdo con modelos tradicionales de historia de vida, este patrón debería asociarse con niveles reducidos de competencia por recursos entre hermanos cuando los recursos son relativamente abundantes, lo cual favorece las normas de fertilidad alta. La modernización cultural por medio de la eliminación de riesgos extrínsecos (como las reducciones en la incidencia de hambruna, enfermedades infecciosas, guerras, crimen y catástrofes ambientales) protege a las poblaciones de la inestabilidad ambiental y por tanto crea un grado más alto de confiabilidad en el beneficio proveniente de la inversión parental.[129] Así, los niveles más altos de riqueza

[125] J. L. Boone y K. L. Kessler, "More status or more children? Social status, fertility reduction, and long-term fitness", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 257-277; S. E. Hill y H. K. Reeve, "Low fertility in humans as the evolutionary outcome of snowballing resource games", *Behavioural Ecology,* 16, 2005, pp. 398-402; R. Mace, "The coevolution of human wealth and inheritance strategies", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 353, 1998, pp. 389-397; J. M. McNamara y A. I. Houston, *supra,* n. 86.

[126] H. Kaplan, *supra,* n. 72.

[127] *Idem;* H. Kaplan, J. B. Lancaster, W. T. Tucker y K. G. Anderson, *supra,* n. 101.

[128] R. Pennington y H. Harpending, *supra,* n. 50; R. J. Quinlan, *supra,* n. 68.

[129] B. Winterhalder y P. Leslie, *supra,* n. 68.

Figura VI.4. *Una mujer oromo recoge agua en una toma instalada recientemente en el sur de Etiopía. Los proyectos de desarrollo cambian radicalmente los patrones locales de mortalidad en muchas partes del mundo y como resultado las historias de vida están cambiando.*[a]

Fuente: Fotografía cortesía de Mhairi Gibson y Lucie Clech.

[a] M. Gibson y D. W. Lawson, "'Modernization' increases parental investment and sibling resource competition: Evidence from a rural development initiative in Ethiopia", *Evolution and Human Behavior,* en producción; M. A. Gibson y R. Mace, "An energy-saving development initiatives increases birth rate and childhood malnutrition in rural Ethiopia", *Plos Medicine,* 3, 2006, pp. 476-484.

podrían ocasionar una relación más directa entre la inversión parental y la calidad de los descendientes y subsecuentemente incrementar los costos de la competencia de recursos entre hermanos, lo cual favorece la limitación del tamaño de la familia.[130] Gibson y Lawson[131] analizan este modelo en el contexto de la iniciativa de desarrollo en zonas rurales de Etiopía: en algunas poblaciones se ha reducido radicalmente la mortalidad infantil temprana gracias a la instalación de tomas de agua.[132] En las poblaciones donde se han instalado las tomas es más probable que los padres inviertan en la educación de sus hijos, lo que indica una inversión incrementada por descendiente y la posibilidad de recibir educación

[130] H. Kaplan, *supra,* n. 72; H. Kaplan, J. B. Lancaster, W. T. Tucker y K. G. Anderson, *supra,* n. 101.

[131] M. Gibson y D. W. Lawson, "'Modernization' increases parental investment and sibling resource competition: Evidence from a rural development initiative in Ethiopia", *Evolution and Human Behavior,* en prensa.

[132] M. A. Gibson y R. Mace, *supra,* n. 47; véase también figura VI.4.

RECUADRO VI.4. CONDUCTA REPRODUCTIVA MODERNA Y RAZONAMIENTO ADAPTATIVO

Varios investigadores han modelado diferenciales reproductivos en poblaciones occidentales contemporáneas para deducir las presiones de selección que actúan actualmente en los humanos modernos[a] o para deducir, alternativamente, las presiones de selección ancestrales que dieron forma al fenotipo humano existente.[b] Una perspectiva de historia de vida del comportamiento reproductivo sugiere que el escepticismo debería ejercerse en ambos casos. Por ejemplo, Jokela[c] observó que el atractivo físico se asocia con la alta fertilidad en una población moderna, mientras que Nettle y Pollet[d] encontraron que el ingreso de los hombres (y no de las mujeres) tiene una correlación positiva con la fertilidad una vez que los efectos negativos de la educación se han tomado en cuenta. Así, se ha propuesto que la selección natural está actuando de forma positiva actualmente en el atractivo de mujeres y hombres y la "riqueza" de los hombres.[e] Sin embargo, como hemos discutido, en condiciones de baja mortalidad y alta transmisión intergeneracional de recursos, sigue siendo posible que el tamaño pequeño o intermedio de familia maximice la aptitud genética a largo plazo. Este punto es particularmente pertinente para Nettle y Pollet porque cualquier beneficio reproductivo para los individuos con riqueza mayor a la promedio no podría ser transmitido a los descendientes cuando se sigue una estrategia de alta fertilidad, debido a la gran división de riqueza heredada entre hermanos.[f]

La deducción de presiones de selección pasadas a partir de los patrones actuales de fertilidad también es problemática cuando se reconoce que la fertilidad óptima necesariamente varía entre poblaciones, particularmente cuando las diferencias socioecológicas son vastas (claramente es el caso al comparar la demografía urbana moderna con la demografía cazadora-recolectora ancestral). El potencial de las poblaciones modernas de sufrir un "retraso adaptativo" al enfrentarse con novedades ambientales también sugiere que es poco probable que los patrones reproductivos ancestrales y modernos sean análogos.[g] Para ilustrar lo anterior ofrezco un ejemplo: Nettle[h] sugiere que la selección sexual ha actuado en dirección opuesta en la altura de hombres y mujeres, lo cual explica niveles actuales de dimorfismo sexual en cuanto a la altura. Esta conjetura está basada en el análisis de poblaciones occidentales contemporáneas, que han indicado que los hombres relativamente altos son considerados más atractivos y alcanzan una fertilidad mayor, mientras que lo opuesto es cierto de las mujeres. No obstante, Sear[i] critica esta hipótesis porque la información disponible de poblaciones tradicionales muestra que la altura de los hombres no tiene una relación significativa con el número de hijos y que la altura de las mujeres sí tiene una asociación positiva con el éxito reproductivo, en gran medida, por la mayor supervivencia de sus descendientes.[j]

[a] Por ejemplo, M. Jokela, "Physical attractiveness and reproductive success in humans: Evidence from the late 20th century United States", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 342-350; D. Nettle y T. V. Pollet, "Natural selection on male wealth in humans", *American Naturalist,* 172, 2008, pp. 658-666.

[b] Por ejemplo, D. Nettle, "Women's height, reproductive success and the evolution of sexual dimorphism in modern humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 1919-1923.

[c] M. Jokela, *supra,* n. a.

[d] D. Nettle y T. V. Pollet, *supra,* n. a.

[e] Véase también recuadro VI.2.

[f] L. A. Keister, "Sharing the wealth: The effect of siblings on adults' wealth ownership", *Demography,* 40, 2003, pp. 521-542; D. W. Lawson y R. Mace, R. Mace, "Optimizing modern family size: Trade-offs between fertility and the economic costs of reproduction", *Human Nature,* 21, 2010, pp. 39-61; R. Mace, "The coevolution of human wealth and inheritance strategies", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 353, 1998, pp. 389-397.

[g] W. Irons, "Adaptively relevant environments versus the environment of evolutionary adaptedness", *Evolutionary Anthropology,* 6, 1998, pp. 194-204.

[h] D. Nettle, *supra,* n. b.

[i] R. Sear, "Height and reproductive success: How a Gambian population compares to the West", *Human Nature,* 17, 2006, pp. 405-418.

[j] Véase también C. W. S. Monden y J. Smits, "Maternal height and child mortality in 42 developing countries", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 305-311; R. Sear, "How universal are human mate choices? Size does matter when Hadza foragers are choosing a mate", *Biology Letters,* 5, 2009, pp. 606-609.

está en mayor medida determinada por la posición en la familia, lo cual sugiere costos elevados a la división de la inversión. La investigación transcultural de Desai[133] del desarrollo en la infancia demuestra que el acceso al agua potable y la salud pública se asocia con efectos negativos del tamaño de la familia en la altura de los niños.

Las economías salariales modernas y el estado de bienestar pueden dar recompensas adicionales a la limitación de la fertilidad cuando los recursos parentales son abundantes.[134] Esto se debe a que las inversiones en la adquisición de habilidades o en las transferencias directas de riqueza ahora también incrementan radicalmente la habilidad de un descendiente de generar nueva riqueza a lo largo de su vida e invertir en su propio estatus. Los estados de bienestar sólidos también pueden reducir selectivamente la competencia por inversión en las familias más pobres por medio de la provisión garantizada de educación básica, de salud y de oportunidades en la sociedad; de manera consecuente, las familias con el potencial de invertir más allá de este nivel "básico" (es decir, en escuelas privadas y salud) pueden generar costos más grandes para la división de la inversión.[135] En apoyo a estos mecanismos propuestos, Keister[136] y Grawe[137] demostraron que el gran tamaño de la familia tiene relación con consecuencias negativas en la generación de ingresos y la propiedad de bienes de los descendientes en familias de nivel socioeconómico alto o medio en los Estados Unidos, pero no tienen un impacto sustancial para los hijos de familias pobres. Lawson y Mace[138] también reportaron que madres británicas de una clase social elevada tienen incrementos mayores de dificultades económicas asociadas con la reproducción mayor a la norma de dos hijos; lo anterior sugiere que los costos percibidos de una fertilidad alta se magnifican en el estrato socioeconómico alto.

Actualmente es imposible determinar si las familias de tamaño pequeño son adaptativas a largo plazo; no tenemos la información multigeneracional suficiente para evaluar este modelo.[139] Sin embargo, a diferencia de la hipótesis popular propuesta por muchos psicólogos evolucionistas,[140] estos efectos sugieren que la baja fertilidad moderna se debería entender como una estrategia reproductiva cuyo objetivo es criar descendientes social y económicamente competitivos.

[133] S. Desai, *supra,* n. 57.

[134] H. Kaplan, J. B. Lancaster, W. T. Tucker y K. G. Anderson, *supra,* n. 101; D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 101.

[135] D. B. Downey, *supra,* n. 46; D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 101.

[136] L. A. Keister, *supra,* n. 122.

[137] N. Grawe, *supra,* n. 88.

[138] D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 101.

[139] Véase también recuadro VI.4.

[140] J. H. Barkow y N. Burley, *supra,* n. 105; R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 111; S. Kanazawa, *supra,* n. 107; L. Newson, T. Postmes, S. E. G. Lea y P. Webley, *supra,* n. 113; D. Perusse, *supra,* n. 106.

Conclusiones y rutas futuras

Durante los 4 000 millones de años de evolución por selección natural, desde los primeros procariontes (formas de vida unicelulares) hasta el conjunto de organismos exitosos que actualmente habitan nuestro planeta, ha habido una gran variedad de estrategias reproductivas. La teoría de historia de vida sostiene que esta diversidad, desde el ave que siempre pone dos huevos sólo para que el primer polluelo mate al segundo,[141] hasta el camaleón que vive la mayor parte de su vida como huevo,[142] o las arañas cuyo primer alimento es el cuerpo de su madre,[143] se pueden entender como tácticas competitivas de asignación de recursos "diseñadas" para maximizar la aptitud inclusiva en términos darwinianos.

Cada especie tiene una historia de vida única porque cada especie está adaptada a su propio nicho ecológico y demográfico. Las poblaciones varían dentro de las especies y los individuos varían dentro de las poblaciones porque la selección natural raras veces favorece organismos "inertes" a las contingencias ambientales locales; más bien, provee variación genética con altos niveles de plasticidad fenotípica, normas de reacción que cambian las trayectorias de desarrollo y las respuestas conductuales para favorecer la optimización de la historia de vida a nivel individual.[144] Las investigaciones de la historia de vida humana buscan elucidar tanto los orígenes de la variación en el crecimiento, la mortalidad y la reproducción humana, como las causas próximas que regulan los fenotipos observados. Entre las investigaciones podemos encontrar amplios estudios comparativos que se enfocan tanto en generalizaciones transculturales como de distintas especies; por otro lado, podemos encontrar investigaciones detalladas, antropológicas y sociológicas a nivel local e individual. Se reconoce que no sólo las historias de vida óptimas varían de un entorno a otro, sino que las respuestas adaptativas necesariamente serán limitadas por el diseño imperfecto de nuestra fisiología y psicología, que tal vez son particularmente sensibles a los patrones de retraso adaptativo frente a entornos que cambian rápidamente.[145]

En este capítulo, he revisado los principales intercambios en la historia de

[141] D. Mock, H. Drummond y C. Stinson, "Avian siblicide", *American Scientist,* 78, 1999, pp. 438-449; R. Simmons, "Siblicide provides food benefits for raptor chicks: Re-evaluating brood manipulation studies", *Animal Behaviour,* 64, 2002, pp. F19-F24.

[142] K. B. Karsten, L. N. Andriamandimbiarisoa, S. F. Fox y C. J. Raxworthy, "A unique life history among tetrapods: An annual chameleon living mostly as an egg", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 105, 2008, pp. 8980-8984.

[143] K. W. Kim, C. Roland y A. Horel, "Functional value of matriphagy in the spider *Amaurbius ferox*", *Ethology,* 106, 2000, pp. 729-742.

[144] M. J. West-Eberhard, *Developmental plasticity and evolution,* Oxford University Press, Oxford, 2007.

[145] W. Irons, *supra,* n. 104; sin embargo, véase K. N. Laland y G. R. Brown, "Niche construction, human behaviour, and the adaptive-lag hypothesis", *Evolutionary Anthropology,* 15, 2006, pp. 95-104.

vida humana y la evidencia de la optimización de la fertilidad en sociedades tradicionales y modernas. Debería quedar claro, a partir de las investigaciones resumidas que los estudios de la historia de vida son interdisciplinarios, aunque la mayoría de los investigadores se capacitaron como biólogos o antropólogos, el interés compartido por las diferencias en salud, estatus social, estrategias de fertilidad y mortalidad resultan en un empalme empírico significativo con ciencias afines. El empalme teórico también es usualmente sustancial con, por ejemplo, muchos antropólogos evolucionistas y demógrafos que adoptan marcos existentes de modelos económicos de fertilidad y disolución de los recursos familiares.[146]

A diferencia de estos modelos económicos, los explícitamente evolucionistas de la conducta humana no siempre son aceptados en las ciencias sociales.[147] Esto se debe a varios factores, como el hecho de que los acercamientos evolucionistas siguen siendo jóvenes y son un campo parcialmente fragmentado,[148] que pocos investigadores en las ciencias afines tienen la educación formal biológica necesaria para entender, criticar e incorporar hipótesis darwinianas y la desafortunada persistencia de formas menos rigurosas de psicología evolucionista de capitalizar el atractivo popular y la controversia de algunas hipótesis, en lugar de adherirse al método científico.[149]

Las investigaciones futuras deberán intentar sobreponerse a estas dificultades. Un enfoque dedicado a los temas de relevancia social y pública seguramente propiciará un intercambio interdisciplinario mayor. Aquí he analizado la perspectiva de la historia de vida en la transición demográfica y los efectos de la modernización en la vida familiar.[150] Otros investigadores han hecho hincapié en el potencial de la teoría de historia de vida de mejorar nuestra comprensión de las desigualdades de salud, lo cual puede constituir un marco teórico global para estudiar tanto la susceptibilidad inherente a enfermedades como las motivacio-

[146] Por ejemplo, H. Kaplan, "Evolutionary and wealth flow theories of fertility: Empirical tests and new models", *Population and Development Review,* 20, 1994, pp. 753-791; D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 12.

[147] U. Segerstråle, *Defenders of the Truth: The sociobiology debate,* Oxford University Press, Oxford, 2000.

[148] R. Sear, D. Lawson y T. Dickins, "Synthesis in the human evolutionary behavioural sciences", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007, pp. 3-28.

[149] Para un análisis reciente, véase T. E. Dickins, R. Sear y A. J. Wells, "Mind the gap(s)… in theory, method and data: Re-examining Kanazawa (2006)", *British Journal of Health Psychology,* 12, 2007, pp. 167-178; A. Gelman, "Letter to the editors regarding some papers of Dr. Satoshi Kanazawa", *Journal of Theoretical Biology,* 245, 2007, pp. 597-599; D. W. Lawson, F. W. Jordan y K. Magid, "On sex and suicide bombing: An evaluation of Kanazawa's 'Evolutionary Psychological Imagination'", *Journal of Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 73-84.

[150] Bock hace un análisis más detallado de cómo los modelos evolucionistas se pueden usar para fortalecer y unificar estudios de demografía; J. Bock, "Evolutionary approaches to population: Implications for research and policy", *Population and Development Review,* 21, 1999, pp. 193-222.

nes detrás de las conductas que causan enfermedades.[151] Tucker y Rende Taylor[152] analizan cómo los modelos de historia de vida, como uno de los fundamentos de la ecología evolucionista, también se pueden usar para criticar (y mejorar) la implementación de los proyectos y principios de organizaciones gubernamentales y no gubernamentales que buscan mejorar la salud pública y el bienestar social.[153] Todas estas innovaciones en las investigaciones son pasos vitales y emocionantes en la implementación de la perspectiva evolucionista en el estudio de la conducta humana.

AGRADECIMIENTOS

Este capítulo recibió el apoyo del UK Economic and Social Research Council (ESRC) Research Fellowship. El autor quisiera agradecerle a Gillian Bentley, Mhairi Gibson, Shakti Lamba, Rebecca Sear y Ruth Mace por sus valiosos análisis y sugerencias.

[151] K. Hill, *supra,* n. 7; B. Strassmann y R. Mace, "Perspectives on human health and disease from evolutionary and behavioral ecology", en S. Stearns y J. Koella (eds.), *Evolution in health and disease,* Oxford University Press, Oxford, 2008, pp. 109-121.

[152] B. Tucker y L. Rende Taylor, "The human behavioral ecology of contemporary world issues", *Human Nature,* 18, 2007, pp. 181-189.

[153] Véase M. A. Gibson y R. Mace, *supra,* n. 42.

VII. CRIANZA Y FAMILIAS

Rebecca Sear

La crianza en los *Homo sapiens* es muy distinta de la crianza en la mayoría de los otros primates. Nuestro largo periodo de desarrollo y nuestros intervalos entre nacimientos relativamente cortos significan que los descendientes se "amontonan": las madres tienen que cuidar a varios niños dependientes en distintas etapas de desarrollo de forma simultánea. Esto crea una gran carga de cuidado para las madres, que parece aminorar al cooperar otros parientes. Esta estrategia reproductiva cooperativa provoca que el estudio de la inversión "parental" sea más complejo: varios individuos pueden invertir en los descendientes; no sólo los padres, sino también los abuelos, hermanos mayores y padrastros o madrastras. El "amontonamiento" de los descendientes humanos también provoca que el proceso de asignación de recursos de los padres entre los descendientes sea más complejo, debido a que los niños de distintas edades competirán entre sí por los recursos de sus padres.

El presente capítulo revisa las investigaciones relevantes sobre inversión parental humana. Primero presenta la teoría de inversión parental, después analiza el problema de quién invierte en los niños humanos. Queda claro que las madres invierten pero, ¿quién más lo hace? Esta sección termina con una breve discusión del conflicto familiar: por qué en las relaciones familiares puede haber competencia por los recursos, así como cooperación. La segunda mitad del capítulo comienza por considerar qué se invierte en los hijos, luego examina de forma detallada en quién se invierte, en particular con un enfoque en las preferencias de los padres en cuanto a orden de nacimiento y el sexo de los descendientes. A lo largo del capítulo se estudian también las variaciones ecológicas en los patrones de crianza e inversión parental.

¿Qué es la inversión parental?

La inversión parental se define como cualquier acción por la que un progenitor (asumiendo un costo) beneficia a un descendiente. Trivers formuló originalmente el concepto: definió la inversión parental como la inversión en un descendiente que limita la capacidad del progenitor de invertir en otros des-

cendientes.[1] Después, Clutton Brock amplió la definición para incluir la inversión en descendientes que genera un costo para *cualquier* componente de la aptitud del progenitor, lo cual incluye el éxito de apareamiento y el mantenimiento somático.[2]

La inversión parental es un concepto fundamental de la teoría de la historia de vida.[3] Dado el limitado presupuesto energético que se tiene a lo largo de la vida, la teoría de la historia de vida predice que los progenitores tienen que tomar varias decisiones (o intercambios) sobre cómo asignar su energía para optimizar su aptitud biológica.[4]

Los tres intercambios fundamentales de la teoría de la historia de vida tienen una relación con la inversión parental. El primero dicta que la energía invertida en la crianza de los descendientes no se puede usar de forma simultánea para otras funciones como el apareamiento o el mantenimiento del cuerpo, por lo que los progenitores sacrifican su esfuerzo de apareamiento y mantenimiento somático para poder invertir en sus descendientes. En el segundo intercambio (debido a que hay un intercambio entre la reproducción actual y la futura) los progenitores deben decidir cuánto invertir en un descendiente actual para poder conservar energía para reproducciones futuras. Finalmente, los progenitores deben elegir entre invertir en la calidad o la cantidad de sus descendientes. Los progenitores pueden producir muchos descendientes e invertir relativamente poco en cada uno (estrategia de cantidad) o producir pocos descendientes e invertir considerablemente en cada uno (estrategia de calidad). Los padres que usaron la estrategia de calidad deben entonces decidir cómo asignar la inversión entre sus descendientes, debido a que una inversión igualitaria en todos los hijos no es necesariamente la estrategia óptima.

En nuestra especie hay progenitores que optan por la estrategia de calidad al invertir sustancialmente en un número relativamente pequeño de descendientes. Los infantes humanos son relativamente altriciales al nacer (es decir, a diferencia de muchas especies en las que las crías son precoces, los infantes necesitan de cuidados para sobrevivir) y tienen un periodo de infancia inusualmente largo en el que dependen del cuidado y protección de quien los cuida.[5] Los niños no pueden cuidarse a sí mismos sino hasta su adolescencia o mucho después: la madurez retrasada significa que no llegan a su tamaño adulto hasta esta

[1] R. Trivers, "Parental investment and sexual selection", en B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1972, pp. 136-179.

[2] T. H. Clutton-Brock, *The evolution of parental care,* Princeton University Press, Princeton, 1991.

[3] Véase capítulo VI.

[4] D. A. Roff, *The evolution of life histories,* Chapman y Hall, Nueva York, 1992; S. C. Stearns, *The evolution of life histories,* Oxford University Press, Oxford, 1992.

[5] B. Bogin, "Evolutionary hypotheses for human childhood", *Yearbook of Physical Anthropology,* 40, 1997, pp. 63-89.

edad y nuestro nicho ecológico, caracterizado por una gran dificultad para conseguir alimento, significa que los niños deben pasar por un largo periodo de aprendizaje antes de convertirse en productores de calorías aptos.[6] Incluso después de alcanzar la madurez, la naturaleza social grupal de nuestra especie resulta en vínculos entre progenitores y descendientes que duran a lo largo de sus vidas, de tal forma que los padres siguen invirtiendo en sus descendientes al transferir recursos, al proveer servicios como abuelos y al dar apoyo social después de la madurez reproductiva. Antes de analizar de forma más detallada lo que se invierte en los hijos y cómo los hijos comparten esta inversión dentro de la misma familia, comenzaremos por enfocarnos en quién invierte en los hijos.

¿Quién invierte en los hijos?

La inversión parental puede venir de la madre, el padre o de ambos; sin embargo, la inversión materna es mucho más común que la paterna.[7] Anteriormente, las explicaciones de este patrón de inversión preferencial tendieron a enfocarse en la anisogamia (la diferencia de tamaño entre los gametos de hombres y mujeres): al parecer, era lógico a nivel intuitivo suponer que las mujeres deberían invertir más que los hombres a lo largo del periodo de inversión parental en tanto que los óvulos son más grandes que los espermas, y esto significa que las mujeres se ven obligadas a invertir más desde el comienzo.[8] Sin embargo, Kokko y Jennions[9] advierten que estos argumentos (aunque superficialmente parecen lógicos) tienen fallas de lógica; una explicación completa de las diferencias entre sexos en la inversión parental debería ser, en realidad, relativamente compleja. El argumento de la anisogamia para explicar la fuerte inversión materna incurre en la falacia del Concorde (falacia del costo perdido).[10] Las decisiones de continuar invirtiendo en un descendiente deberían depender sólo de los futuros costos y beneficios de invertir o dejar de hacerlo, y deberían ignorar lo que ya se ha invertido (una estrategia que no adoptaron los gobiernos de Gran Bretaña y Francia, que siguieron invirtiendo en el avión Concorde, incluso cuando era evi-

[6] K. Hill, "Life history theory and evolutionary anthropology", *Evolutionary Anthropology*, 2, 1993, pp. 78-88; H. Kaplan, K. Hill, J. Lancaster y A. M. Hurtado, "A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity", *Evolutionary Anthropology*, 9, 2000, pp. 156-185.

[7] T. H. Clutton-Brock, *supra*, n. 2.

[8] R. Trivers, *supra*, n. 1.

[9] H. Kokko y M. D. Jennions, "Parental investment, sexual selection and sex ratios", *Journal of Evolutionary Biology*, 21, 2008, pp. 919-948.

[10] R. Dawkins y T. R. Carlisle, "Parental investment, mate desertion and a fallacy", *Nature*, 262, 1976, pp. 131-133.

dente que el avión era una mala apuesta económica, porque no querían aceptar la pérdida de las grandes cantidades que ya habían invertido).

La anisogamia y el costo relativamente bajo de la producción de esperma, también es una explicación superficialmente aceptable de por qué a los hombres les conviene invertir su esfuerzo en buscar parejas adicionales en lugar de invertir en la crianza, debido a que cada mujer fertilizada puede resultar un éxito reproductivo mayor en comparación con el beneficio que se obtiene del trabajo por la supervivencia y la capacidad reproductiva de los descendientes existentes. Sin embargo, este argumento necesita perfeccionarse. Aunque la estrategia de buscar parejas en lugar de invertir en los hijos puede beneficiar a hombres particularmente hábiles en la búsqueda de pareja, cada descendiente tiene una madre y un padre, de tal forma que el hombre promedio no podrá fertilizar un gran número de mujeres. Tampoco queda claro si el esfuerzo invertido en buscar apareamientos adicionales incrementa el éxito reproductivo en mayor medida que invertir en el cuidado paterno de descendientes existentes.

Kokko y Jennions[11] sugieren una explicación más cautelosa y sutil para entender por qué los cuidados maternos tienden a ser más comunes que los paternos; toman en cuenta varios factores: la importancia de la selección sexual, que determinará si algunos hombres pueden adoptar, de forma lucrativa, una estrategia enfocada en el apareamiento; la proporción de adultos (la proporción de hombres adultos con respecto al número de mujeres adultas) y la proporción sexual operacional (la proporción del número de hombres sexualmente activos con respecto al número de mujeres receptivas) que, nuevamente, afecta los costos y beneficios de buscar parejas en lugar de cuidar a los descendientes; los efectos de cuidar o competir en las tasas de mortalidad, que a su vez afectan el índice de masculinidad; y la probabilidad de paternidad.

Esta lista de factores implica una considerable variación entre especies; esto significa que, aunque el cuidado materno es (de forma numérica) más común que el cuidado paterno, hay numerosas especies en las que existe el cuidado paterno, a veces exclusivamente paterno y otras es compartido con el cuidado materno.[12] El cuidado exclusivamente paterno es en realidad el modo predominante de cuidado parental en peces, aunque es raro en otras clases de animales y no se observa en mamíferos. El cuidado biparental es el modo más común de cuidado en aves y se observa en 90% de las especies (nótese, sin embargo, que el cuidado biparental no necesariamente significa que machos y hembras contribuyen de forma equitativa en el cuidado parental, sólo significa que ambos contribuyen).[13]

[11] H. Kokko y M. D. Jennions, *supra,* n. 9.

[12] T. H. Clutton-Brock, *supra,* n. 2.

[13] A. Cockburn, "Prevalence of different models of parental care in birds", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 1375-1383.

El cuidado exclusivamente materno es el patrón más común en mamíferos; el cuidado paterno es relativamente raro: el cuidado directo de machos se observa en menos de 5% de las especies y en 9 a 10% de todos los géneros taxonómicos.[14] Los padres primates parecen estar al extremo del espectro de cuidado entre los mamíferos. Aun cuando el cuidado exclusivo de las hembras se observa en la mayoría de las especies, el cuidado de los machos se ha observado en 40% de las especies de primates.

Un problema de cuantificar la inversión paterna es que la forma en que los padres invierten en los descendientes puede ser difícil de identificar. Las estadísticas en el párrafo anterior se refieren a formas directas de cuidado parental. Este cuidado incluye todo aquel dirigido a un descendiente que tiene un efecto inmediato en su supervivencia o bienestar; se incluyen cuidados como alimentar, transportar o acicalar. El cuidado indirecto es el cuidado que se realiza cuando los descendientes están ausentes, pero que puede también tener un efecto en su salud o supervivencia; por ejemplo: la defensa territorial. El problema de cuantificar el cuidado indirecto como inversión paterna es que el objetivo primordial de estos cuidados no es, necesariamente, la inversión parental. La defensa de un territorio también evita que otros machos puedan acceder a hembras que residen dentro de dicho territorio, de tal forma que esta defensa podría constituir un esfuerzo de apareamiento que, de forma fortuita, también incrementa el éxito reproductivo de los descendientes. De hecho, este problema se puede aplicar de forma general al cuidado paterno, incluso en formas directas de cuidado: ¿el cuidado paterno es inversión parental o esfuerzo de apareamiento? Si las hembras prefieren a los machos que pueden proveer servicios útiles a sus descendientes, entonces los cuidados parentales de los machos tienen una utilidad doble: no sólo mejoran los prospectos reproductivos de sus descendientes, sino que también atraen a las hembras.

Una última dificultad al identificar la inversión paterna es que puede ser difícil determinar si los objetivos del cuidado de los machos son, de hecho, sus descendientes; ésta es la razón por la que investigaciones sobre este tema usualmente hablan sobre "cuidado de los machos" en lugar de "cuidado paterno". El cuidado materno, al menos en especies con fertilización interna (como las aves y los mamíferos) es más fácil de identificar. El cuidado biparental que caracteriza a la mayoría de las especies de aves inicialmente se clasificó como un caso claro de inversión paterna, pero cuando apareció la tecnología que puede analizar el ADN, se encontró que una proporción sorprendentemente alta de polluelos en los nidos de algunas especies son el resultado de la copulación fuera de la pareja: no

[14] D. G. Kleiman y J. R. Malcolm, "The evolution of male parental investment in mammals", en D. G. Gubernick y P. H. Klopfer (eds.), *Parental care in mammals,* Plenum Press, Nueva York, 1981, pp. 347-387.

eran los descendientes de los machos que los cuidaban.[15] El cuidado de los machos, que consistentemente es dirigido a crías de otros machos, podría ser una forma de esfuerzo de apareamiento, aunque también es posible que sea el resultado de un esfuerzo parental mal dirigido.

Este breve resumen zoológico de quién cuida a los descendientes insinúa que el tema es complicado. Las observaciones sugieren que cuando hay inversión posnatal, ésta es usualmente materna; a veces proviene tanto de madres como de padres y a veces sólo de padres, pero las razones de las diferencias en inversión parental son numerosas y aún no se entienden por completo. En la siguiente sección se revisa la pregunta de quién cuida a las crías en nuestra especie.

¿Quién invierte en niños humanos?

Queda claro que las madres invierten sustancialmente. Como en todos los mamíferos, las hembras humanas están obligadas a participar en la gestación y en un largo periodo de lactancia que usualmente dura cuando menos dos años, a veces más en sociedades tradicionales.[16] Un recuento de la mortalidad infantil en este tipo de sociedades sugirió que los niños que pierden a sus madres en el primer o segundo año de vida tienen un riesgo mucho mayor de morir, lo cual demuestra que los infantes dependen de manera casi exclusiva del cuidado materno.[17] Sin embargo, cuando termina el periodo de lactancia los niños ya no dependen tanto del cuidado materno: la supervivencia de niños un poco mayores (más de dos años de edad) que pierden a sus madres es usualmente bastante alta. Queda claro que los niños de dos años de edad no son capaces de alimentarse o cuidarse, así que algún otro individuo (o individuos) debe invertir en ellos. El padre del niño debería ser el candidato obvio, pero ¿qué es lo que muestra la evidencia?

¿Qué tan exhaustiva es la inversión parental en humanos?

Muchas de las investigaciones de psicología evolucionista insinúan que la inversión paterna es universal y sustancial en el *Homo sapiens.* Lo usual es que los psi-

[15] M. Petrie y B. Kempenaers, "Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations", *Trends in Ecology and Evolution,* 13, 1998, pp. 52-58.

[16] Las sociedades tradicionales son aquellas que no cuentan con acceso a un cuidado médico moderno o a anticonceptivos modernos, donde la fertilidad y la mortalidad tienden a ser altas.

[17] R. Sear y R. Mace, "Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 1-18. Véase también figura VII.1.

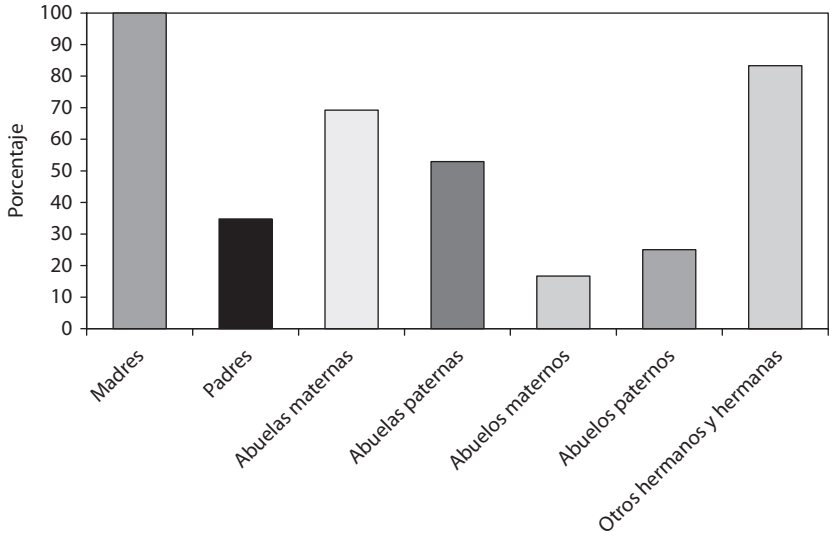


Figura vii.1. *Recuento de los efectos de los parientes en la mortalidad infantil. Las barras representan el porcentaje de investigaciones en las que la presencia de un pariente particular mejoró la supervivencia infantil.*
Fuente: De un recuento de todas las investigaciones en las que se ha estudiado el impacto de parientes particulares en la supervivencia infantil; R. Sear y R. Mace, "Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 1-18.

cólogos evolucionistas basen sus hipótesis de la arquitectura mental humana en la suposición de que los hombres invierten de manera sustancial en sus hijos y que las mujeres, universalmente, buscan hombres dispuestos y capaces de invertir en niños.[18] Estas suposiciones exacerban una vieja creencia de los académicos que estudian los orígenes humanos: suponen que el papel de los hombres como proveedores ha sido de vital importancia en la evolución humana y ha resultado en muchas características distintivas de los humanos.

Esta conjetura tal vez alcanzó su apoteosis en un artículo que apareció en *Science* en 1981: Owen Lovejoy estudió cómo el origen del hombre *[sic]* dependió de los cambios conductuales hacia la familia nuclear y el importante papel del macho como proveedor de mujeres y niños.[19] Este punto de vista ha sido muy difícil de erradicar,[20] a pesar de que esta hipótesis ha sido atacada a lo largo de

[18] D. M. Buss, "Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypothesis tested in 37 countries", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 1-49; D. C. Geary, "Evolution and proximate expression of human paternal investment", *Psychological Bulletin,* 126, 2000, pp. 55-77; D. C. Geary, J. Vigil y J. Byrd-Craven, "Evolution of human mate choice", *Journal of Sex Research,* 41, 2004, pp. 27-42.

[19] C. O. Lovejoy, "The origin of man", *Science,* 211, 1981, pp. 341-350.

[20] Véase P. R. Lawrence y N. Nohria, *Drive: How human nature shapes our choices,* Harvard Business School Press, Boston, 2002.

las últimas décadas: varios investigadores han intentado encontrar evidencia que muestre que la inversión paterna es universal en nuestra especie; sin embargo, todos han fracasado. La perspectiva alternativa (ahora aceptada por algunos en la comunidad ecológica) es que el papel de los padres humanos es muy variable y puede ser sorprendentemente inconsistente. Lo anterior es sorprendente en tanto que los niños necesitan de una inversión sustancial para alcanzar la adultez y ser sanos y competentes.[21]

Si alguien piensa que los padres humanos son el epítome de la inversión paterna (o que son el epítome del abandono) depende en cierta medida de su marco de referencia. Geary,[22] por ejemplo, afirma que, comparados con el mamífero promedio, los padres humanos sí parecen estar inusualmente involucrados en la vida de sus descendientes: muchos hombres mantienen relaciones e invierten sustancialmente en sus descendientes a lo largo de su infancia y durante toda su vida, a diferencia de la mayoría de los padres mamíferos que no tienen contacto con sus descendientes después de la concepción. Por otro lado, Hrdy[23] puntualiza que la inversión paterna humana resulta menos impactante si sólo se compara con los primates, porque hay una mayor probabilidad de que los padres primates (a diferencia de los mamíferos) cuiden a los descendientes. En algunas especies, como el siamang (un hominoideo del este de Asia), los titis, los monos cara de búho y algunos calitrícidos, el cuidado de machos que no son el padre es intensivo y esencial para la supervivencia de los descendientes. Por ejemplo, el padre usualmente es responsable de cargar a los infantes; así incurre en costos energéticos sustanciales.

Sin embargo, en nuestra especie al menos algunos padres invierten poco o nada. En sociedades postindustriales una alta proporción de padres divorciados o que nunca se casaron pierden contacto con sus hijos e invierten poco o nada después de la disolución de la relación paternal.[24] Hrdy[25] incluso cita una investigación que encontró en la que se afirma que es 16 veces más probable que los estadunidenses paguen un préstamo por un automóvil usado que la manutención de sus hijos. La situación de la inversión paterna en las sociedades tradicionales es similar: el mismo recuento de mortalidad infantil que mostró una mortalidad más alta para infantes sin madres encontró también que cuando se investigan los efectos de los padres en la mortalidad infantil, sólo en una tercera

[21] S. B. Hrdy, *Mothers and others: The evolutionary origins of mutual understanding,* Belknap Press, Cambridge, 2009.

[22] D. C. Geary, *supra,* n. 18.

[23] S. B. Hrdy, "Cooperative breeding and the paradox of facultative fathering", en R. S. Bridges (ed.), *Neurobiology and the parental brain,* Academic Press, Nueva York, 2008, pp. 407-416.

[24] J. A. Seltzer, "Relationships between fathers an children who live apart: The father's role after separation", *Journal of Marriage and Family,* 53, 1991, pp. 79-101.

[25] S. B. Hrdy, *supra,* n. 23.

parte de las investigaciones (7 de 22) la ausencia del padre resultó en una mortalidad infantil más alta.[26] Estos resultados no concuerdan con la idea de que los padres siempre son vitales como proveedores.

A pesar de sus perspectivas opuestas, tanto Hrdy como Geary coinciden en que la inversión paterna, a diferencia de la inversión materna, es facultativa en nuestra especie: algunos padres invierten en sus descendientes y otros no, aunque pueden no estar de acuerdo en cuanto a la cantidad que invierten los padres. Dado que se acepta que la inversión paterna puede variar entre y dentro de las poblaciones, la siguiente pregunta es: ¿qué determina la medida en que un padre en particular invertirá? Un prerrequisito de la inversión paterna es un sistema social en el que los padres y los descendientes mantengan lazos y se puedan reconocer entre sí.[27] Las sociedades humanas cumplen con este prerrequisito: en su mayoría, las mujeres y hombres forman uniones razonablemente largas e incluso en la ausencia de lazos de larga duración el papel de los hombres en la reproducción se entiende de tal manera que la paternidad se puede reconocer.[28] En un sistema en el que la inversión paterna es posible en el peor de los casos, la medida en que los padres individuales eligen invertir se determina por una combinación de los siguientes factores: la certeza de paternidad y los costos y los beneficios de invertir en descendientes en lugar de invertir en esfuerzo adicional de apareamiento.[29]

¿Qué factores afectan la inversión paterna?
Certeza de paternidad

La certeza de paternidad se refiere a la probabilidad de que los hijos putativos de un hombre (usualmente entendidos como los hijos de su esposa) sean también sus descendientes genéticos. Hay investigaciones transculturales que sugieren que los índices de certeza de paternidad son bastante altos en la mayoría de las poblaciones humanas, pero no son de 100%. Existe un mito urbano que indica que la incertidumbre de paternidad es universal en las poblaciones humanas; está basado en una investigación no publicada que usó la información sanguínea de un grupo de personas que vivía en un edificio de departamentos en Liverpool y que indicaba que entre 20 y 30% de los niños no eran los descendientes de sus padres putativos (esta investigación también se conoce como *Liverpool flats*

[26] R. Sear y R. Mace, *supra,* n. 17; véase figura VII.1.

[27] B. Chapais, *Primeval kinship: How pair bonding gave birth to human society,* Harvard University Press, Cambridge, 2008.

[28] Véase recuadro VII.1 para un breve recuento de la forma de la familia humana.

[29] B. Kempenaers y B. C. Sheldon, "Studying paternity and paternal care: Pitfalls and problems", *Animal Behaviour,* 53, 1997, pp. 423-427; D. G. Kleiman y J. R. Malcolm, *supra,* n. 14.

RECUADRO VII.1. LA FORMA DE LA FAMILIA HUMANA

La familia humana es una entidad diversa. Los humanos se juntan con sus familiares y pareja(s) para cooperar, en distintos grados, en la crianza de hijos y en trabajo productivo, pero la forma en la que las familias se organizan varía dentro de las poblaciones. Alguna forma de unión reconocida socialmente entre un hombre y una mujer es prácticamente universal, aunque la estabilidad y la duración de estas uniones varían. La mayoría de las culturas permite el matrimonio polígamo (un hombre casado con varias mujeres).[a] Un sistema marital poliándrico, en el que una mujer tiene varios maridos, es raro pero se ha observado en algunas poblaciones; aunque un sistema poliándrico de apareamiento puede ser mucho más común que un sistema poliándrico marital.[b] En términos numéricos, la forma más común de matrimonio actual es la monogamia.[c] La monogamia socialmente impuesta es una forma de matrimonio mantenida por presiones y reglas sociales, incluso en donde otras formas de matrimonio también serían ecológicamente viables. Usualmente, estos sistemas de matrimonio implican la residencia de cónyuges en el mismo lugar, pero en algunas sociedades implica uniones en las que sólo se visitan o no viven juntos.

La familia nuclear que contiene sólo una esposa, un esposo y niños que residen aislados de otros parientes (aunque es el modelo familiar dominante en las sociedades occidentales modernas) es un modelo familiar extraño. La mayoría de las parejas vive con o cerca de los parientes de la mujer (a lo que se conoce como residencia matrilocal o filopatría femenina) o del hombre (residencia patrilocal o filopatría masculina) o de ambos. En las investigaciones se ha debatido sobre cómo fueron los patrones "ancestrales" de residencia, porque esto pudo tener un impacto en la evolución de la estructura social humana y otros rasgos. Por mucho tiempo se ha pensado que los patrones de residencia en la mayoría de la historia de nuestra especie han sido patrilocales.[d] Los primeros análisis de la información etnográfica transcultural sugirieron que la mayoría de las poblaciones cazadoras-recolectoras fueron patrilocales;[e] sin embargo, un nuevo análisis de esta información ha encontrado, en cambio, que la matrilocalidad fue mucho más común de lo que se había creído y que también los patrones de residencia de cazadores-recolectores eran muy flexibles.[f] Los cazadores-recolectores son móviles y potencialmente se pueden mudar para residir con cualquier pariente que necesiten en un momento dado. En los primeros años de matrimonio, al menos, esta residencia parece usualmente ser matrilocal, de tal modo que la mujer tiene a sus propios parientes disponibles para ayudarla en los primeros y difíciles años de maternidad.[g]

La aparición de la acumulación de recursos asociada con la aparición de la agricultura parece haber resultado en un incremento en los niveles de patrilocalidad.[h] Si los hombres necesitan defender recursos, es más fácil hacerlo si cooperan con sus parientes. La evidencia genética confirma que en nuestro pasado reciente las mujeres, al parecer, se alejaron de sus familias natales en mayor medida que los hombres.[i] Sin embargo, incluso en sociedades patrilocales, las mujeres pueden tener acceso a sus parientes natales durante el matrimonio porque la dispersión tiende a ser de corta distancia y reversible. Así, la distinción entra la patrilocalidad y la matrilocalidad no es tan tajante como parece. La familia humana en general es flexible, entre poblaciones y dentro de éstas.

[a] G. P. Murdock y D. R. White, "Standard cross-cultural sample", *Ethnology,* 8, 1969, pp. 329-369.

[b] S. B. Hrdy, "The optimal number of fathers: Evolution, demography, and history in the shaping of female mate preferences", *Annals of the New York Academy of Sciences,* 90, 2000a, pp. 775-796.

[c] K. MacDonald, "The establishment and maintenance of socially imposed monogamy in Western Europe", *Politics and Life Sciences,* 14, 1995, pp. 3-23.

[d] B. Chapais, *Primeval kinship: How pair bonding gave birth to human society,* Harvard University Press, Cambridge, 2008; C. R. Ember, "Myths about hunter-gatherers", *Ethology,* 17, 1978, pp. 439-448.

[e] C. R. Ember, *supra,* n. d.

[f] H. Álvarez, "Residence groups among hunter-gatherers: A view of the claims and evidence for patrilocal bands", en B. Chapais y C. M. Berman (eds.), *Kinship and behaviour in primates,* Oxford University Press, Oxford, 2004, pp. 420-442.

[g] N. Blurton Jones, K. Hawkes y J. O'Connell, "Hadza grandmothers as helpers: Residence data", en E. Voland, A. Chasiotis y W. Schiefenhoevel (eds.), *Grandmotherhood: The evolutionary significance of the second half of female life,* Rutgers University Press, New Brunswick, 2005, pp. 160-176.

[h] S. B. Hrdy, *Mother nature: Maternal instincts and the shaping of the species,* Vintage, Londres, 2000b.

[i] J. F. Wilkins y F. W. Marlowe, "Sex-biased migration in humans: What should we expect from genetic data?", *BioEssays,* 28, 2006, pp. 290-300.

study; aparece citada en un libro de Cohen).[30] Aunque en ciertas circunstancias la incertidumbre de paternidad podría ser alta, la mayoría de los padres humanos parecen estar seguros de su paternidad.

Anderson revisó la evidencia transcultural y sugirió que el rango de incertidumbre de paternidad era de entre 1.9 y 3.9%.[31] Esta pequeña cifra sugiere que las mujeres pocas veces conciben con hombres que no son su pareja o que los hombres son buenos para detectar si los hijos son de otros padres, de tal forma que la paternidad generalmente no se confunde. La poca incertidumbre parental, por tanto, no necesariamente supone la existencia de lazos de pareja vitalicios o fieles. Simplemente significa que, en general, la paternidad de los niños usualmente se atribuye correctamente. En sociedades con "paternidad compartida" (por ejemplo, algunas comunidades cazadoras-recolectoras en Sudamérica), las mujeres forman relaciones con varios hombres de manera simultánea.[32] Los niños tienen múltiples "padres" en estas sociedades porque un "padre" se define como cualquier hombre que tuvo relaciones sexuales con la madre durante o alrededor del momento del embarazo. Sin embargo, estos padres tienen una jerarquía: los padres "primarios" tienen una probabilidad mayor de ser el padre biológico que los padres "secundarios".

La investigación de Anderson[33] no incluyó investigaciones de paternidad compartida y se ha criticado por basarse demasiado en sociedades agrícolas e industrializadas[34] y por incluir muy pocas sociedades cazadoras-recolectoras, un vicio de la mayoría de las investigaciones transculturales que se debe a que hoy en día existen pocas comunidades cazadoras-recolectoras. La aparición de la agricultura permitió la acumulación de recursos en un nivel mucho mayor de lo que es posible en las sociedades cazadoras-recolectoras, lo cual probablemente cambió las relaciones entre hombres y mujeres.[35] Cuando es posible adquirir y acumular recursos los hombres tienden a hacerlo para atraer parejas.[36] En situaciones donde los hombres controlan los recursos, las mujeres se convierten en

[30] J. Cohen, *Reproduction,* Butterworths, Londres, 1977.

[31] K. G. Anderson, "How well does paternity confidence match actual paternity? Evidence from worldwide nonpaternity rates", *Current Anthropology,* 47, 2006, pp. 513-520.

[32] S. Beckerman, R. Lizarralde, M. Lizarralde *et al.,* "The Barí partible paternity project: Phase One", en S. Beckerman y P. Valentine (eds.), *Cultures of multiple fathers: The theory and practice of partible paternity in lowland South America,* University Press of Florida, Gainsville, 2002, pp. 27-41; K. Hill y A. M. Hurtado, *Aché life history: The ecology and demography of a foraging people,* Aldine de Grutyer, Nueva York, 1996.

[33] K. G. Anderson, *supra,* n. 31.

[34] S. B. Hrdy, *supra,* n. 21.

[35] H. Kaplan y J. Lancaster, "An evolutionary and ecological analysis of human fertility, mating patterns and parental investment", en K. W. Wachter y R. A. Bulatao (eds.), *Offspring: Human fertility in biodemographic perspective,* National Academy Press, Washington, 2003, pp. 170-223.

[36] C. J. Holden y R. Mace, "Spread of cattle led to loss of matrilineal descent in Africa: A coevolutionary analysis", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. 2425-2433.

dependientes de ellos y el poder de negociación de los hombres se incrementa dentro de la relación. Esto les permite exigir acceso sexual exclusivo a sus esposas, lo cual resulta en altos grados de certeza de paternidad. Es difícil determinar si los hombres exigen acceso sexual exclusivo porque no quieren que la inversión parental que pretenden dar a sus hijos se desperdicie en descendientes de otro hombre o porque quieren monopolizar la capacidad reproductiva de sus esposas y excluir a otros machos; la dificultad de contestar esta pregunta se debe a que ambos son beneficios derivados de monopolizar a la pareja.

Sin importar el nivel exacto de incertidumbre de la paternidad, hay claramente, cuando menos, cierto grado de incertidumbre de paternidad en la relación de un hombre con sus descendientes putativos. Si considerara invertir recursos sustanciales en un descendiente, deberá tomar en cuenta el riesgo de la incertidumbre de paternidad.

¿Qué factores afectan la inversión paterna? Costos y beneficios de la crianza y el apareamiento

Los costos y beneficios de invertir en el esfuerzo de apareamiento en lugar de en el esfuerzo parental dependerán tanto de la disponibilidad de oportunidades de apareamiento como de la medida en que los descendientes necesiten el "cuidado de machos que no son el padre". En nuestra especie, usualmente no se evalúa de manera empírica si los niños dependen en gran medida de la inversión paterna para su bienestar o salud, en su lugar, simplemente se asume que siempre es así. Por lo tanto, cabe mencionar la evidencia disponible sobre lo que los hombres hacen exactamente por sus hijos y qué impacto tienen estas acciones. Las investigaciones sobre cazadores-recolectores se han enfocado en particular en la provisión de recursos por parte de los hombres, porque desde hace mucho tiempo se ha asumido que éste es el papel central del hombre en la familia humana. El análisis transcultural sugiere que los hombres contribuyen sustancialmente en la producción de recursos en sociedades cazadoras-recolectoras, pero también las mujeres lo hacen. En promedio, los hombres sólo proveen un poco más de la mitad de las calorías consumidas por un grupo; las mujeres proveen un poco menos de la mitad.[37] Se obtuvieron resultados similares cuando el análisis transcultural se amplió para incluir otras estrategias de subsistencia.[38]

Sin embargo, algunos antropólogos que trabajan con cazadores-recolectores

[37] F. W. Marlowe, "Hunter-gatherers and human evolution", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 54-67.

[38] B. S. Hewlett, "Culture, history and sex: Anthropological contributions to conceptualizing father involvement", *Marriage and Family Review,* 29, 2000, pp. 59-73.

africanos se han preguntado si el objetivo primordial de la caza realizada por los hombres en estas sociedades es realmente proveer recursos para los niños.[39] En particular, los cazadores tienden a compartir la carne entre muchos miembros del grupo, no sólo con sus hijos. La hipótesis de que los hombres cazan para evidenciar su extraordinaria capacidad de caza sugiere, por lo tanto, que los esfuerzos de caza de los hombres, al menos parcialmente, tienen la función de atraer parejas adicionales y no sólo de proveer recursos a los hijos.[40] El alto éxito de apareamiento de los mejores cazadores confirma el éxito de esta estrategia.[41]

En contraste, los antropólogos que realizan estudios con cazadores-recolectores sudamericanos presentan evidencia de que la mayor parte del producto de la caza termina en la familia del cazador y afirman que la caza es un esfuerzo parental.[42] Este grupo ha tratado recientemente de crear pruebas que distingan el esfuerzo parental del de apareamiento en los tsimane (cazadores-recolectores-agricultores bolivianos); al investigar el patrón de cuidado directo masculino concluyeron que la evidencia corrobora con mayor solidez que la caza es un esfuerzo parental y no un esfuerzo de apareamiento.[43] Esta investigación subraya la dificultad de distinguir entre las hipótesis de apareamiento y de inversión parental; sin embargo, los servicios que los hombres proveen para los niños podrían tener ambos objetivos de forma simultánea. Tal vez la única conclusión posible es que la caza y otros esfuerzos de los machos pueden ser tanto esfuerzos parentales como de apareamiento, aunque el equilibrio entre éstos puede variar de una sociedad a otra.

Hay una confusión similar en las investigaciones sobre poblaciones no cazadoras-recolectoras sobre lo que constituye la inversión parental. En sociedades estratificadas, hay lazos bien documentados entre el estatus parental alto o la educación de los hijos y la inversión paterna.[44] En el mundo postindustrial, los gobernantes y legisladores promulgan leyes que obligan a los padres a invertir en sus hijos porque en estas sociedades se asume que el padre es vital para el funcionamiento y el éxito de los niños en la sociedad. Un gran corpus de investi-

[39] K. Hawkes, "Mating, parenting and the evolution of human pair bonds", en B. Chapais y C. M. Berman (eds.), *Kinship and behaviour in primates,* Oxford University Press, Oxford, 2004, pp. 443-473; K. Hawkes y R. B. Bird, "Showing off, handicap signaling, and the evolution of men's work", *Evolutionary Anthropology,* 11, 2002, pp. 58-67.

[40] K. Hawkes, "Showing off: Tests of an hypothesis about men's foraging goals", *Ethology and Sociobiology,* 12, 1991, pp. 29-54.

[41] H. Kaplan y K. Hill, "Hunting ability and reproductive success among male Aché foragers: Preliminary results", *Current Anthropology,* 26, 1985, pp. 131-133.

[42] M. Gurven y K. Hill, "Why do men hunt? A reevaluation of 'Man the Hunter' and the sexual division of labor", *Current Anthropology,* 50, 2009, pp. 51-74.

[43] J. Winking, M. Gurven, H. Kaplan y J. Steiglitz, "The goals of direct paternal care among South Amerindian population", *American Journal of Physical Anthropology,* 139, 2009, pp. 295-304.

[44] D. C. Geary, *supra,* n. 18.

gación ha sugerido que los niños sin padres tienen vidas menos exitosas que los que crecieron en familias nucleares intactas.[45] Sin embargo, estos patrones no proveen necesariamente evidencia clara de inversión paterna.

Como se señaló antes, en sociedades no cazadoras-recolectoras, la tendencia es que los hombres sean dueños de la mayoría de los recursos. Estas sociedades se caracterizan por la explotación de nichos de subsistencia que permiten la acumulación de recursos (estos nichos están conformados por la tierra en poblaciones agrícolas, los animales en comunidades pastoriles y dinero y otros recursos en economías de mercado), que los hombres controlan para atraer parejas. Estos recursos, posteriormente, se usan para criar a los hijos, pero aún queda abierta la pregunta de si esto se puede caracterizar como un esfuerzo de apareamiento o un esfuerzo parental. La relación positiva entre los recursos paternos y el beneficio para la vida de los hijos puede ser un efecto secundario de la monopolización de recursos por parte de los hombres que resulta en preferencias femeninas por los recursos masculinos; en otras palabras, los hombres pueden acumular recursos con el objetivo de atraer mujeres y las mujeres usan estos recursos para cuidar a los hijos de forma exitosa. Es posible que distinguir el esfuerzo de apareamiento del esfuerzo parental sea imposible en tanto que la transferencia de recursos variados puede impulsar objetivos tanto de apareamiento como parentales de forma simultánea, de la misma forma que sucede con la transferencia de carne.

Pero los padres no simplemente son proveedores de recursos. Pueden llevar a cabo otros servicios para los hijos, como protegerlos de otros machos, cuidarlos directamente, enseñarles habilidades de subsistencia y apoyarlos en interacciones o conflictos sociales. Todas estas actividades constituyen beneficios para los niños (aunque rara vez se cuantifican), pero es difícil determinar si esas conductas se pueden caracterizar como inversión parental o si también constituyen un esfuerzo de apareamiento. Queda claro que la existencia y el alcance de estas conductas varía de una sociedad a otra, lo cual sugiere que al menos son parcialmente dependientes de la existencia de las oportunidades de apareamiento disponibles en el entorno. Las pocas pruebas que se han intentado hacer para determinar si éste es un factor en la conducta paterna sugieren que la facilidad con la que los hombres pueden encontrar otras parejas es un factor determinante. Blurton Jones y sus colegas[46] investigaron el divorcio en cuatro poblaciones cazadoras-recolectoras y concluyeron que la disponibilidad de parejas de apareamiento

[45] Para un recuento, véase W. Sigle-Rushton y S. McLanahan, "Father absence and child well-being: A critical review", en D. P. Moynihan, T. Smeeding y L. Rainwater (eds.), *The future of the family,* Russell Sage Foundation, Nueva York, 2004, pp. 116-158.

[46] N. G. Blurton Jones, F. Marlowe, K. Hawkes y J. F. O'Connell, "Paternal investment and hunter-gatherer divorce rates", en L. Cronk, N. Changon y W. Irons (eds.), *Adaptation and human behaviour: An anthropological perspective,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 2000.

alternativo fue un mejor indicador de divorcio que los beneficios que los niños podrían obtener de la presencia de sus padres. De nuevo, regresamos a la conclusión de que la inversión paterna es facultativa. Lo que los padres hacen por sus hijos puede beneficiarlos (intencionalmente o como efecto secundario), pero hay al menos algunas ocasiones donde los hombres cesarán de otorgar estos beneficios si hay opciones alternativas de reproducción.

Causas próximas del cuidado paterno

Otro aspecto del estudio de la inversión parental es la cuestión de las causas próximas por las cuales los machos que no son los padres de ciertos nichos invierten en ellos. Los cambios hormonales durante y después del embarazo pueden promover el cuidado materno en mujeres.[47] Las investigaciones recientes sugieren que los hombres también experimentan cambios hormonales en relación con sus estatus maritales y parentales, que pueden promover cambios en sus estrategias: entre el esfuerzo de apareamiento y el parental. En algunas poblaciones, incluyendo poblaciones occidentales modernas, hay menos testosterona en los hombres casados que en hombres solteros y aún menos en los hombres que son padres.[48] Esto tiene una correlación con las cantidades relativas de esfuerzo dedicado a atraer parejas en comparación con el esfuerzo de invertir en niños; la competencia por parejas puede requerir conductas de competencia facilitadas por altos niveles de testosterona, mientras que la crianza conlleva conductas cooperativas que requieren bajos niveles de esta hormona.

Las investigaciones recientes sobre poblaciones no occidentales sugieren que puede haber más variación en estos cambios hormonales entre poblaciones. En una muestra de kenianos que practican la poliginia por ejemplo, la testosterona no era menor en hombres casados en comparación con hombres solteros, posiblemente porque en sociedades con poliginia incluso los hombres casados invierten relativamente mucho en el esfuerzo de apareamiento.[49] Una investigación en Tanzania comparó una población con un índice alto de cuidado paterno, los cazadores-recolectores hadza, con una población con índice bajo de cuidado

[47] P. T. Ellison y P. B. Gray, *Endocrinology of social relationships,* Harvard University Press, Cambridge, 2009.

[48] T. C. Burnham, J. F. Chapman, P. B. Gray *et al.,* "Men committed, romantic relationships have lower testosterone", *Hormones and Behavior,* 44, 2003, pp. 119-122; P. B. Gray, J. C.-Fang y H. G. Pope, "Fathers have lower salivary testosterone levels than unmarried men and married non-fathers in Beijing, China", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 333-339; P. Gray, J. Chapman, T. Burnham *et al.,* "Human male pair bonding and testosterone", *Human Nature,* 15, 2004, pp. 119-131.

[49] P. B. Gray, "Marriage, parenting, and testosterone variation among Kenyan Swahili men", *American Journal of Physical Anthropology,* 122, 2003, pp. 279-286.

paterno, la sociedad pastoril datoga, y confirmó la predicción de los autores: la testosterona es menor en los padres del grupo con altos cuidados parentales.[50] Estas correlaciones hormonales proximales entre el estatus parental y el cuidado paterno sugieren que los hombres sí tienen adaptaciones que les permiten entrar en modo parental (o al menos asignar cierta proporción de sus recursos al esfuerzo parental, en lugar del de apareamiento), pero estas adaptaciones son flexibles y responden a las condiciones ambientales.

En resumen, en nuestra especie la inversión paterna es facultativa. Hay diferencias dentro y entre poblaciones en cuanto a la inversión de los hombres en los hijos y lo que hacen exactamente por ellos. El cuidado de los machos (que no necesariamente son los padres biológicos) y la provisión de recursos sí parece importante porque la contribución de recursos alimenticios del macho usualmente es sustancial. Si lo anterior es un esfuerzo parental o de apareamiento es difícil de determinar: probablemente cumple con ambas funciones. En lugar de asumir que cualquier acto de un macho que mejora la vida de los hijos es inversión parental, tal vez sería mejor estudiar cuidadosamente lo que los hombres hacen y por qué.

¿Quién más invierte?

Los padres contribuyen al bienestar de los niños, pero estas contribuciones varían sustancialmente dentro y entre poblaciones y a veces no son necesarias para la supervivencia de los hijos. ¿Esto significa que las mujeres que pueden depender poco de la ayuda de los hombres deben absorber toda la carga de criar hijos? Al parecer no es así en tanto que criar hijos humanos es un ejercicio energético muy intenso, probablemente demasiado costoso para las madres que lo hacen solas. Las mujeres entonces dependen de la ayuda de otros individuos. Durante los últimos años los investigadores se han preguntado si los humanos son criadores cooperativos porque la crianza es una carga muy grande.[51] Los criadores cooperativos son esas especies donde el cuidado no parental de los infantes es común. La crianza cooperativa es una estrategia relativamente rara; lo más común es observarla en aves; se estima que 9% de las especies crían de manera cooperativa.[52] La estrategia es menos común en mamíferos, pero algunas especies sí lo hacen: algunos cánidos, suricatos, ratas topo desnudas *(Heterocephalus glaber)* y calitrícidos.

[50] M. N. Muller, F. W. Marlowe, R. Bugumba y P. T. Ellison, "Testosterone and paternal care in East African foragers and pastoralists", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 347-354.

[51] S. B. Hrdy, "Cooperative breeders with an ace in the hole", en E. Voland, A. Chasiotis y W. Schiefenhoevel (eds.), *Grandmotherhood: The evolutionary significance of second half of female life,* Rutgers University Press, New Brunswick, 2005, pp. 295-317; S. B. Hrdy, *supra,* n. 21.

[52] T. H. Clutton-Brock, *supra,* n. 2; A. Cockburn, *supra,* n. 13.

Investigaciones recientes sugieren que los humanos se pueden añadir a esta lista.[53] En nuestra especie parece que los parientes, en particular mujeres de edad avanzada y niños prerreproductivos son los "ayudantes en el nido" que le permiten a las mujeres criar a muchos niños dependientes de manera simultánea. Se ha sabido por algún tiempo que los niños contribuyen de manera considerable a la economía familiar, asegurando la fertilidad subsecuente de sus padres.[54] Los individuos de mayor edad también pueden seguir siendo productivos mucho después de haber criado niños dependientes propios, lo cual sugiere que el esfuerzo de los abuelos, en particular de las abuelas, es importante en nuestra especie.[55]

Las abuelas y los niños mayores prerreproductivos son ideales como ayudantes en el nido porque no tienen que criar hijos propios. Los individuos pre y posreproductivos no tienen la opción de producir sus propios descendientes. Una hipótesis que va ganando terreno es que la característica inusual de la menopausia humana pudo evolucionar precisamente por los efectos benéficos de las abuelas para el cuidado de sus nietos.[56] Cada vez queda más claro que las abuelas muchas veces son importantes para el bienestar de los niños. Varios antropólogos evolucionistas ahora han evaluado la hipótesis de que los niños con abuelas presentes durante su desarrollo tienen mejores resultados de vida, como índices de supervivencia más altos. Un recuento de estas investigaciones encontró que las abuelas maternas resultaron particularmente benéficas: su presencia incrementó la supervivencia infantil en un poco menos de 70% de los casos.[57] Las abuelas paternas también incrementaron la supervivencia de los niños en casi la mitad de las poblaciones estudiadas (aunque con menor frecuencia que las abuelas maternas).

Es difícil cuantificar las contribuciones de hijos mayores prerreproductivos dentro de la familia en tanto que las relaciones entre hermanos están caracterizadas tanto por competencia como por la cooperación, pero hay evidencia de que

[53] K. R. Foster y F. L. W. Ratnieks, "A new eusocial vertebrate?", *Trends in Ecology and Evolution,* 20, 2005, pp. 363-364.

[54] K. L. Kramer, "Children's help and the pace of reproduction: Cooperative breeding in humans", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 224-237; R. D. Lee y K. L. Kramer, "Children's economic roles in the Maya family cycle: Cain, Caldwell, and Chayanov revisited", *Population and Development Review,* 28, 2002, pp. 475-499.

[55] J. Bock y S. Johnson, "Grandmothers' productivity and the HIV/AIDS pandemic in sub-Saharian Africa", *Journal of Cross-cultural Gerontology,* 23, 2008, pp. 131-145; K. Hawkes, J. F. O'Connell y N. G. Blurton Jones, "Hardworking Hadza grandmothers", en V. Standen y R. A. Foley (eds.), *Comparative socioecology: The behavioural ecology of humans and other mammals,* Blackwell, Oxford, 1989, pp. 341-366.

[56] K. Hawkes, J. F. O'Connell y N. G. Blurton Jones, "Hadza women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of ling postmenopausal life spans", *Current Anthropology,* 38, 1997, pp. 551-577; D. P. Shanley, R. Scar, R. Mace y T. B. L. Kirkwood, "Testing evolutionary theories of menopause", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 2943-2949.

[57] R. Sear y R. Mace, *supra,* n. 17; véase figura VII.1.

la presencia de hermanos lo suficientemente mayores para actuar como ayudantes en el nido también derivó frecuentemente en un beneficio para los niños.[58] Una estrategia adicional que las mujeres pueden usar para ayudar a criar a los niños es buscar inversión de hombres que no son los padres biológicos de sus hijos. El apareamiento poliándrico, observado en sociedades con paternidad compartida, es una estrategia que las mujeres pueden usar para ofuscar la paternidad y convencer a otros hombres, que no son los padres biológicos, de invertir en sus hijos.[59] Los niños con más de un padre en estas poblaciones tienen índices de supervivencia mayores que los que sólo tienen un padre.[60] Esto se debe a que los hombres que no son el padre también aportan recursos en estas sociedades.[61] En resumen, este recuento provee evidencia empírica de que los humanos son criadores cooperativos, pero que podemos adoptar estrategias relativamente flexibles de crianza cooperativa; la ayuda puede provenir de muchas fuentes potenciales distintas que varían dentro y entre sociedades. La inversión parental no proviene sólo de los padres, sino también de otros individuos.

El conflicto familiar

No se debe pensar, por lo dicho en la sección anterior, que las relaciones familiares siempre son por completo armoniosas. Dentro de las familias hay también conflictos. Trivers[62] fue el primero en desarrollar el concepto de conflicto progenitor-descendientes. Los progenitores y descendientes disentirán en cuanto a la cantidad óptima de los recursos que los progenitores deberían invertir en cada uno de los descendientes. Los progenitores en especies iteróparas como la nuestra deben dividir su esfuerzo de manera cuidadosa entre sus descendientes para maximizar su aptitud biológica. Sin embargo, cada descendiente quiere que inviertan más en él que en sus hermanos para así poder alcanzar una aptitud biológica mayor.

El conflicto entre progenitores y descendientes se ha estudiado bien en el contexto de la inversión prenatal. Haig[63] sugiere que el deseo de los descendien-

[58] *Idem;* véase figura VII.1.

[59] S. B. Hrdy, *Mother nature: Maternal instincts and the shaping of the species,* Vintage, Londres, 2000b.

[60] S. Beckerman, R. Lizarralde, C. Ballew *et al.,* "The Barí partible paternity project: Preliminary results", *Current Anthropology,* 39, 1998, pp. 164-167; K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 32.

[61] K. Hill y A. M. Hurtado, "Cooperative breeding in South American hunter-gatherers", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 3863-3870.

[62] R. Trivers, *supra,* n. 1.

[63] D. Haig, "Genetic conflicts in human pregnancy", *Quarterly Review of Biology,* 68, 1993, pp. 495-532; D. Haig, "Altercation of generations: Genetic conflicts of pregnancy", *American Journal of Reproductive Immunology,* 35, 1996, pp. 226-232.

tes de extraer más recursos de lo que la madre quiere dar resulta en una verdadera carrera armamentista durante el embarazo. El feto desarrolla adaptaciones que tratan de extraer tantos nutrientes como sea posible; la madre desarrolla adaptaciones para protegerse de las demandas del feto. Los fetos de mamíferos tienen la ventaja en tanto que la placenta les permite acceder de forma directa al flujo sanguíneo de la madre. Haig propone que problemas obstétricos como la diabetes gestacional y la preeclampsia en nuestra especie pueden ser el resultado directo de los intentos del feto por manipular el abasto de energía materna por medio de hormonas de la placenta y de los intentos de la madre por resistir la manipulación del feto.

Estos conflictos durante el embarazo se pueden exacerbar por conflictos no sólo entre la madre y el feto, sino también entre los genes maternos y paternos dentro del feto.[64] Durante un embarazo, la madre puede intentar conservar recursos para usarlos en reproducciones futuras, pero es posible que el padre del descendiente actual no tenga relación alguna con los descendientes futuros de la madre. Los genes paternos dentro del feto pueden, por lo tanto, intentar extraer más nutrientes de la madre para el feto actual, mientras que los de la madre intentan conservar los nutrientes para usarlos en fetos futuros. El síndrome de Prader-Willis, por ejemplo, podría ser un resultado accidental de este conflicto entre los genes maternos y paternos en tanto que tiene una relación con conductas que reducen los costos maternos de la crianza.[65]

Los hermanos también competirán entre sí por los recursos parentales. La forma más extrema de la competencia entre hermanos se observa en las especies de aves fratricidas.[66] Este homicidio intrafamiliar es relativamente inusual en humanos, pero a veces se observa cuando hay recursos muy valiosos en juego. Se han analizado registros históricos de vikingos (propensos al fratricidio) para demostrar que la probabilidad de que un individuo mate a un pariente cercano se incrementa cuando el valor de los recursos en juego es alto: se necesitaron recompensas muy grandes para que el asesinato de un pariente fuera probable.[67] Sin embargo, usualmente la competencia entre hermanos es más sutil y supone variaciones en la cantidad de inversión que los niños pueden adquirir de sus padres, y se observa en las preferencias aparentes de los padres al invertir.

[64] D. Haig, 1996, *supra*, n. 63.

[65] Y por lo tanto representa una "victoria" para los genes maternos: D. Haig y R. Wharton, "Prader-Willi syndrome and the evolution of human childhood", *American Journal of Human Biology*, 15, 2003, pp. 320-329.

[66] Véase capítulo VI.

[67] R. I. M. Dunbar, A. Clark y N. L. Hurst, "Conflict and cooperation among the Vikings: Contingent behavioral decisions", *Ethology and Sociobiology*, 16, 1995, pp. 233-246.

¿Qué se invierte?

La pregunta sobre quién invierte en los niños humanos es relativamente compleja, pero también es compleja la pregunta sobre qué se invierte. La inversión parental puede ser tanto prenatal (sólo en madres) y posnatal (todos los otros inversionistas). En el cuidado prenatal las madres invierten recursos somáticos en sus descendientes: las madres hacen posible el embarazo al transferir reservas de energía directamente al feto. Las madres siguen invirtiendo de forma somática después del parto, durante la lactancia. Las madres y otros individuos juegan papeles importantes en la provisión de recursos después del nacimiento con comida, al protegerlos y acicalarlos: actividades que toman tiempo y por lo tanto conllevan costos de oportunidad. Los niños humanos necesitan una inversión considerable que va más allá de garantizar su supervivencia hasta la madurez reproductiva: también se invierte para que sean adultos productivos y competentes.

Todas las sociedades humanas, sin importar qué modo de subsistencia usen, tienen habilidades que se necesitan enseñar a los niños. Este entrenamiento toma más tiempo y puede conllevar la transferencia de recursos extrasomáticos (aquellos almacenados fuera del cuerpo). A veces, los padres siguen invirtiendo después de que los descendientes alcanzan la madurez reproductiva. En sociedades que acumulan recursos extrasomáticos, los padres normalmente transfieren sus recursos directamente a sus hijos para lanzarlos al mercado matrimonial: en forma de dote o de un pago que la familia del novio hace a la familia de la novia. La última transferencia que ocurre de padres a hijos ocurre después de la muerte, cuando los padres transfieren sus recursos acumulados a sus descendientes. La transferencia de recursos después de la muerte también puede ser costosa para los progenitores en tanto que éstos podrían esforzarse para acumular un exceso de recursos con el objetivo de donarlos a sus hijos y no usarlos durante su vida.

Cabe señalar que la inversión parental usualmente se mide de forma indirecta. No siempre es fácil determinar exactamente cuánta energía transfieren los padres a sus hijos, cuánto tiempo pasaron con ellos y cuántos recursos extrasomáticos transfirieron. En lugar de esto, la inversión parental frecuentemente se mide a partir de los resultados que ocasiona: los efectos sobre los niños.[68] La siguiente es una lista incompleta de las variables que se han usado como indicadores de inversión parental: los índices de supervivencia infantil, el estatus nutricional, los índices de inmunización, la asistencia a clínicas médicas, la duración de los intervalos entre partos, los logros académicos de los niños, la edad del matrimonio de los padres y el tamaño de la herencia. Medir los efectos en los

[68] M. Borgerhoff Mulder, "Brothers and sisters: How sibling interactions affect optimal parental allocations", *Human Nature,* 9, 1998, pp. 119-161.

niños en lugar de medir la inversión parental resulta problemático en tanto que estos efectos (aunque pueden tener una correlación con la inversión parental) pueden no ser precisamente representativos de la inversión parental.

Un problema adicional de medir la inversión parental en nuestra especie es que no todas las formas de inversión son iguales, de tal forma que se pueden observar distintos patrones de inversión parental si se examinan distintas medidas de la misma. Los científicos sociales han distinguido entre los recursos base y los excedentes.[69] Los recursos base son los necesarios para la supervivencia básica y la salud; los recursos excedentes son los que mejoran el bienestar del niño y la competencia social más allá de lo necesario para sobrevivir. Todos los niños necesitan recursos base, pero los padres pueden dar recursos excedentes a algunos de sus hijos. Esta distinción es importante en la bibliografía evolutiva, porque un niño que sobrevive pero no es suficientemente competente para reproducirse de manera exitosa, no es particularmente útil en términos de aptitud darwiniana, pero puede aún tener un valor heurístico. Por ejemplo, una investigación en un área rural de Etiopía encontró que las preferencias en inversión parental fueron más fuertes en el caso de recursos "excedentes" (educación) en condiciones de bajos riesgos ambientales, pero no fueron más fuertes en el caso de recursos "básicos" (amamantar e inmunizar),[70] lo cual sugiere que los progenitores sí asignaron distintos tipos de inversión de forma distinta.

También se deberían hacer distinciones entre los recursos compartibles y los no compartibles.[71] Algunas formas de inversión parental, como las reservas de energía parental o el capital extrasomático, no son compartibles: cualquier unidad de energía o riqueza dada a un niño no se le puede dar a otro. Pero hay otras formas de inversión, tal vez ciertos tipos de enseñanza o, en sociedades modernas, la presencia de una computadora en la familia que sí se puede compartir entre hermanos. Los diferentes patrones de inversión parental se pueden observar en el caso de los recursos compartibles y no compartibles.

¿En quién se invierte?

Tal vez la pregunta más común en las investigaciones sobre la inversión parental se enfoca en quién invierten los progenitores. Los progenitores no invierten necesariamente lo mismo en todos sus descendientes, sino que invierten más en los

[69] D. B. Downey, "Number of siblings and intellectual development: The resource dilution explanation", *American Psychologist,* 56, 2001, pp. 497-504.

[70] M. A. Gibson y D. W. Lawson, *'Modernization' increases parental investment and sibling resource competition: Evidence from a rural development initiative in Ethiopia,* manuscrito en revisión, 2009.

[71] D. B. Downey, *supra,* n. 69.

descendientes que generarán la mejor recompensa en términos de aptitud. Como señala Hrdy, el "amor materno" (y por tanto inversión) no es automático e incondicional, sino que depende de características tanto del niño como de la madre; de la misma forma, la inversión paterna es facultativa (lo mismo también aplica en cualquier otro pariente que potencialmente pueda invertir en los niños). Los humanos tienen una característica relativamente inusual entre los primates: a veces cesarán toda su inversión posnatal al abandonar o matar a los descendientes.[72] Es probable que esta práctica tenga una relación con la gran inversión que los niños humanos necesitan después de su nacimiento. Aunque tanto el infanticidio como el abandono son relativamente extraños, se sabe que ocurren al menos ocasionalmente en la mayoría de las culturas humanas y en situaciones donde criar exitosamente a un niño es relativamente improbable. Lo común es observar manipulaciones más sutiles de la inversión parental: se invierte en todos los niños, pero se invierte más en unos que en otros. Esta preferencia en la inversión parental se ha investigado en particular en términos de dos características: el orden de nacimiento y el sexo.

Orden de nacimiento

En términos simples, el orden de nacimiento puede afectar la cantidad de recursos que los niños reciben debido a que sus padres podrían elegir una estrategia de cantidad o calidad,[73] lo cual se conoce en las ciencias sociales como efecto de *dilución de recursos*:[74] entre más alto sea el orden de nacimiento de un niño (es decir, entre más hermanos mayores tiene un niño), menor inversión recibirá en comparación con sus hermanos; lo anterior se debe a que en las familias grandes los recursos se reparten más que en las familias pequeñas. De hecho, si todas las condiciones se mantienen constantes, la inversión parental que cada niño recibe corresponderá con la fórmula $y = 1/x$, donde x es el número de niños en la familia. ¡Pero los factores nunca se mantienen constantes! Los niños de distintos órdenes de nacimiento diferirán sistemáticamente de otras maneras, de tal forma que se ha desperdiciado mucha tinta en tratar de determinar si el orden de nacimiento afecta por sí mismo la inversión parental.

Tanto las investigaciones evolutivas como las de las ciencias sociales están

[72] M. Daly y M. Wilson, "A sociobiological analysis of human infanticide", en G. Hausfater y S. B. Hrdy (eds.), *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1984, pp. 487-502.

[73] En una estrategia de calidad se invierte mucho en pocos descendientes y en una de cantidad se invierte poco en muchos descendientes.

[74] D. B. Downey, *supra,* n. 69.

llenas de investigaciones que estudian los efectos del orden de nacimiento en rasgos de la personalidad,[75] inteligencia[76] y éxitos académicos;[77] estatus[78] y éxitos laborales;[79] mortalidad[80] y estatus antropométrico;[81] orientación sexual,[82] sentimiento de apego a la familia[83] y éxito reproductivo.[84] El problema de estas investigaciones es que muchas no logran controlar adecuadamente los muchos factores que podrían causar correlaciones falsas entre el orden de nacimiento y los efectos mencionados: el tamaño de la familia, el estatus socioeconómico y los recursos parentales y las diferentes edades y necesidades de los niños también podrían ser factores determinantes.[85]

Lo anterior ha causado cierta controversia en las investigaciones del orden de nacimiento en las ciencias sociales, por lo que se necesita mayor rigor metodológico.[86] Las investigaciones sobre el orden de nacimiento han encontrado mayor aceptación en el campo del estudio evolutivo porque hay razones evolucionistas sólidas por las que los padres deberían invertir de forma distinta en los

[75] F. J. Sulloway, *Born to rebel, Birth order, family dynamics and creative lives,* Little, Brown and Company, Londres, 1996.

[76] P. Kristensen y T. Bjerkedal, "Explaining the relation between birth order and intelligence", *Science,* 316, 2007, p. 1717.

[77] J. Bock, "Evolutionary demography and intrahousehold time allocation: School attendance and child labor among the Okavango Delta Peoples of Botswana", *American Journal of Human Biology,* 14, 2002, pp. 206-221; R. Travis y V. Kohli, "The birth order factor: Ordinal position, social strata, and educational achievement", *Journal of Social Psychology,* 135, 1995, pp. 499-507.

[78] J. N. Davis, "Birth order, sibship size, and status in modern Canada", *Human Nature,* 8, 1997, pp. 205-230.

[79] P. H. Lindert, "Sibling position and achievement", *Journal of Human Resources,* 12, 1977, pp. 198-219.

[80] K. A. Lynch y J. B. Greenhouse, "Risk factors for infant mortality in nineteenth century Sweden", *Population Studies,* 48, 1994, pp. 117-134; S. O. M. Manda, "Birth intervals, breastfeeding and determinants of childhood mortality in Malawi", *Social Science and Medicine,* 48, 1999, pp. 301-312.

[81] B. Floyd, "Heights and weights of Da-an boys: Did sisters really make a difference?", *Journal of Biosocial Science,* 37, 2005, pp. 287-300; D. W. Lawson y R. Mace, "Sibling configuration and childhood growth in contemporary British Families", *International Journal of Epidemiology,* 37, 2008, pp. 1408-1421.

[82] A. F. Bogaert, "Biological versus nonbiological older brothers and men's sexual orientation", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 103, 2006, pp. 10771-10774.

[83] C. A. Salmon y M. Daly, "Birth order and familial sentiment: Middleborns are different", *Evolution and Human Behaviour,* 19, 1998, pp. 299-312.

[84] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 68; P. Draper y R. Hames, "Birth order, sibling investment, and fertility among Ju/'hoansi (!Kung)", *Human Nature,* 11, 2000, pp. 117-156; R. Mace, "Biased parental investment and reproductive success in Gabbra pastoralists", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 38, 1996, pp. 75-81.

[85] Véase recuadro VII.2.

[86] A. Somit, A. Arwine y S. A. Peterson, *Birth order and political behavior,* University Press of America, Lanham, Maryland, 1996; L. C. Steelman, B. Powell, R. Werum y S. Carter, "Reconsidering the effects of sibling configuration: Recent advances and challenges", *Annual Review of Sociobiology,* 28, 2002, pp. 243-269; A. L. Wichman, J. L. Rodgers y R. C. MacCallum, "A multilevel approach to the relationship between birth order and intelligence", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 32, 2006, pp. 117-127.

RECUADRO VII.2. ¿LOS HERMANOS CHICOS SON "REBELDES NATOS"? EL ORDEN DE NACIMIENTO Y LAS DIFERENCIAS DE PERSONALIDAD

Una de las ideas más influyentes en las investigaciones sobre el orden de nacimiento es que éste afecta la personalidad, una tesis que obtuvo un marco teórico evolutivo en el libro de Sulloway, *Born to rebel: Birth order, family dynamics and creative lives*.[a] Se ha acumulado evidencia que indica que el orden de nacimiento afecta los logros laborales desde que Galton observó, en el siglo XIX, que los científicos eminentes frecuentemente eran primogénitos.[b] Investigaciones sociológicas subsecuentes han sugerido un mecanismo para explicar esta observación: se dice que hay diferencias de personalidad entre los órdenes de nacimiento.[c] Sulloway realizó un recuento detallado de los hitos científicos y de los hombres que fueron responsables por ellos. Concluyó que estas diferencias se podrían atribuir a la naturaleza conservadora de los primogénitos, en comparación con sus rebeldes hermanos menores. Él propuso que los hallazgos científicos, por ejemplo, suelen ser de los hermanos menores (como Charles Darwin) por su capacidad de pensar de manera innovadora.

La aportación evolucionista de Sulloway fue que estas diferencias son el resultado de la competencia entre hermanos por la inversión parental. Los niños dentro de las familias compiten por los recursos parentales; pero debido a que los humanos tienen hijos usualmente en intervalos de varios años, en el campo de juego los hermanos no compiten al mismo nivel. Sulloway señaló que los niños de diferentes edades tienen que adoptar diferentes tácticas para llamar la atención de sus padres. Los primeros en nacer, por tener la ventaja de ser más viejos, más grandes y más desarrollados cognitivamente, podrían adoptar un nicho conservativo dentro de la familia y emular las actitudes de los padres; los últimos en nacer se verían forzados a adoptar un nicho distinto, con conductas más flexibles y arriesgadas, buscando oportunidades de inversión. Salmon[d] extendió su investigación para examinar la variación en el sentimiento de apego a la familia en el orden de nacimiento y señaló que los hermanos intermedios, en particular, sentían menos apego por la familia que los primeros o los últimos debido a que los intermedios son los que más tienen que competir y los que reciben la menor inversión parental.

Estas investigaciones han sido bien recibidas dentro de la comunidad evolucionista; sin embargo, se han criticado sus fallas metodológicas.[e] Por ejemplo, el trabajo de Sulloway se ha criticado por enfocarse en una muestra de individuos demasiado específica (su encuesta de importantes figuras históricas incluye en su mayoría a hombres blancos y ricos) y también se ha criticado porque no toma en cuenta las diferencias entre el orden de nacimiento biológico y el "funcional" (por ejemplo, los niños cuyos hermanos mayores murieron jóvenes, por lo que fueron criados como primogénitos aunque no fueron los primeros en nacer).[f] Lo que importa en la competencia entre hermanos no es el orden real de nacimiento, sino el número y orden de hermanos que cada niño tuvo durante su periodo de desarrollo.

Las investigaciones subsecuentes de psicólogos evolucionistas como Salmon, también tienen fallas metodológicas. Como en el trabajo de Sulloway, el trabajo de Salmon extrapola una regla supuestamente universal a partir de una muestra demasiado específica: como buena parte de la psicología evolucionista, depende por completo de una muestra no aleatoria de estudiantes universitarios. Asimismo, no logra controlar factores potencialmente confusos, como la edad y la residencia de los hermanos de los encuestados. Sin embargo, estos problemas metodológicos no significan necesariamente que es incorrecta la idea de que el orden de nacimiento tiene efectos sobre la personalidad u otros rasgos. Como se describió en el cuerpo del texto, hay razones evolucionistas sólidas por las que los niños de diferentes órdenes de nacimiento deberían recibir distintos niveles de inversión de sus padres. Recomendamos al lector estudiar las investigaciones sobre el orden de nacimiento con precaución y evaluar los métodos de cada investigación, así como determinar si una investigación en particular ha tomado en cuenta factores potencialmente confusos.

[a] F. J. Sulloway, *Born to rebel, Birth order, family dynamics and creative lives,* Little, Brown and Company, Londres, 1996.

[b] F. Galton, *English men of science: Their nature and nurture,* Macmillan, Londres, 1874.

[c] C. Ernst y J. Angst, *Birth order: Its influence on personality,* Springer, Berlín, 1983.

[d] C. Salmon, "Birth order and relationships: Family, friends, and sexual partners", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 73-88; C. A. Salmon y M. Daly, "Birth order and familial sentiment: Middleborns are different", *Evolution and Human Behaviour,* 19, 1998, pp. 1-18.

[e] Por ejemplo, véase F. Townsend, "Birth order and rebelliousness: Reconstructing the research in 'Born to Rebel'", *Politics and the Life Sciences,* 19, 2000, pp. 135-156; la respuesta de F. J. Sulloway, "'Born to rebel' and its critics", *Politics and the Life Sciences,* 19, 2000, pp. 181-202.

[f] J. Freese, B. Powell y L. C. Steelman, "Rebel without a cause or effect: Birth order and social attitudes", *American Sociological Review,* 64, 1999, pp. 207-231.

niños de diferentes órdenes de nacimiento, sin importar los efectos de dilución de recursos: los niños de diferentes órdenes serán distintos tanto en edad como en el nivel y el tipo de inversión que necesitan (lo cual significa, por supuesto, que se debería evaluar si estas investigaciones tienen rigor metodológico).

La edad de los niños afectará los patrones de inversión predichos porque la edad tiene una correlación con el valor reproductivo. El valor reproductivo se define como el éxito reproductivo futuro esperado de un individuo a cierta edad.[87] Para tener valor reproductivo es necesario sobrevivir y reproducirse exitosamente, y ambos factores varían de acuerdo con la edad. En nuestra especie la mortalidad es muy alta inmediatamente después del parto y va en declive hasta que alcanza un punto bajo en la infancia tardía; luego se incrementa constantemente en la adolescencia y finalmente aumenta de forma rápida en adultos de edad avanzada.[88] El valor reproductivo tiene una ruta similar: los niños recién nacidos tienen un valor reproductivo relativamente bajo; se incrementa cuando crecen y alcanza su cúspide en la edad promedio de la primera reproducción, cuando los individuos tienen una alta probabilidad de futuras reproducciones.[89]

Si todas las variables se mantienen constantes, los primogénitos tienen un valor reproductivo más alto que sus hermanos menores; es por esto que se espera que los hijos mayores reciban más inversión que los menores. Esto resulta en la predicción de que los descendientes mayores siempre recibirán más inversión parental que los menores, al menos hasta el punto de madurez sexual. Esto puede explicar por qué los niños que nacen primero frecuentemente parecen tener ventajas en varios aspectos. Cuando ocurre el infanticidio, por ejemplo, es mucho más probable que los asesinados sean los hijos pequeños. Entre los cazadores-recolectores aché de Paraguay, un grupo con índices notablemente altos de infanticidio, 5% de los niños fueron asesinados en su primer año de vida, 2% entre los cinco y los nueve años de edad.[90] Lo anterior concuerda con hallazgos de una encuesta transcultural que señalan que los niños más jóvenes, así como los de poco valor reproductivo por razones de deformidad o mala salud, son más vulnerables al infanticidio.[91]

Algo que contrarresta la tendencia de los hijos mayores a recibir más inversión parental por su gran valor reproductivo es que los progenitores también invierten de acuerdo con las necesidades de los niños o, de forma más técnica,

[87] R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection,* Oxford University Press, Oxford, 1930.

[88] M. Gurven y H. Kaplan, "Longevity among hunter-gatherers: a cross-cultural examination", *Population and Development Review,* 33, 2006, pp. 321-365.

[89] Véase figura VII.2; las rectas de valor reproductivo también pueden diferir para hijos o hijas.

[90] K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 32.

[91] M. Daly y M. Wilson, "Discriminative parental solicitude: A biological perspective", *Journal of Marriage and Family,* 42, 1980, pp. 277-288.

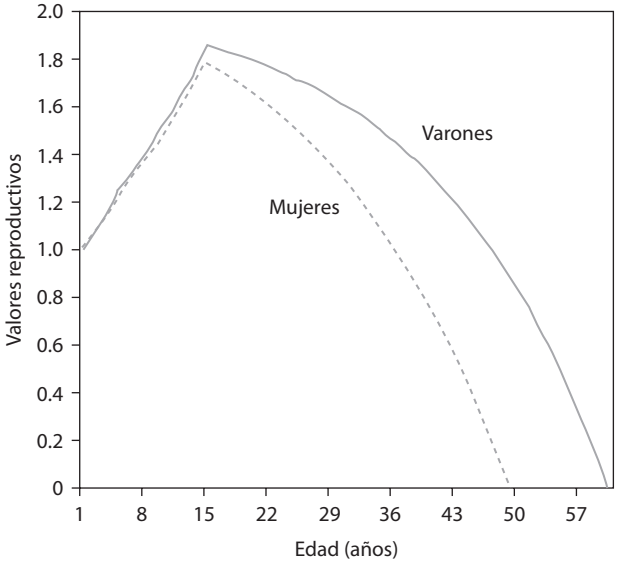


Figura vii.2. *Valor reproductivo de mujeres y hombres basado en información de Sudáfrica.*
Fuente: S. Bowles y D. Posel, "Genetic relatedness predicts South African migrant workers' remittances to their families", *Nature*, 434, 2005, pp. 380-383. Reproducido con el permiso de Nature Publishing Group.

del valor marginal de esa inversión parental en cada niño.[92] Una unidad de cuidado parental que se le da a un niño de 10 años de edad puede mejorar un poco su posibilidad de sobrevivir, pero la misma unidad de cuidado parental que se le da a un recién nacido puede incrementar la probabilidad de supervivencia del recién nacido en una medida mucho mayor. Los recién nacidos, por lo tanto, reciben una inversión más grande de sus madres en términos de nutrición y tiempo porque el valor marginal de esa inversión es mayor en recién nacidos. Jeon[93] intentó modelar teóricamente las soluciones de este dilema para los progenitores: ¿deberían invertir más en niños mayores porque tienen un valor reproductivo más alto o en los niños menores porque dan una recompensa marginal mayor a su inversión? Concluyó que en la mayoría de los casos los padres deberían favorecer a los niños mayores.

Tal vez la forma más extrema de este favoritismo por los niños mayores es la primogenitura: cuando el primer descendiente (usualmente el primer descendiente varón) hereda todo o la mayor parte de los recursos de sus padres. Aunque en las sociedades humanas se pueden observar casi todos los patrones de herencia —el primer descendiente hereda (primogenitura); el último descen-

[92] T. H. Clutton-Brock, *supra*, n. 2.
[93] J. Jeon, "Evolution of parental favoritism among different-aged offspring", *Behavioral Ecology*, 19, 2008, pp. 344-352.

diente hereda (ultimogenitura), todos los descendientes o todos los descendientes de un sexo en particular heredan de forma igualitaria—, la primogenitura es el patrón más común cuando los padres establecen una diferencia entre sus descendientes en la herencia de recursos.[94] Este patrón puede derivarse de otras ventajas de invertir en los primogénitos: primero, que esto le da a los progenitores más tiempo para contribuir al éxito reproductivo de este descendiente en particular y, segundo, que invertir mucho en el descendiente mayor puede acortar el tiempo entre generaciones, lo cual incrementa la aptitud del linaje parental. Estas preferencias extremas en la inversión parental sólo se observan cuando la acumulación de recursos es esencial para el éxito reproductivo y cuando los recursos son limitados, de tal forma que heredar riquezas a más de un descendiente conlleva el riesgo de diluir la riqueza a tal grado que se vuelve inútil para el éxito reproductivo.

Los patrones de inversión por orden de nacimiento no siempre favorecen a los primogénitos o, al menos, no siempre resultan en una relación lineal entre el orden de nacimiento y los efectos de la inversión en los hijos. Los primogénitos tienden a tener pesos más bajos al nacer que sus hermanos menores,[95] aunque no queda claro si esto se debe a las decisiones de inversión de la madre o si hay otros factores como efectos de selección (las mujeres que no son particularmente exitosas en términos reproductivos se representarán demasiado entre las madres de primeros nacimientos). Hay evidencia de cazadores-recolectores africanos, los ju/'hoansi, que indica que los últimos niños en nacer logran producir más hijos que los primeros.[96] Se ha encontrado, en un recuento histórico de varones en Finlandia, que los primeros y los últimos hermanos son los más beneficiados y los intermedios son en los que menos se invierte.[97] Estos patrones podrían ser el resultado, en parte, de efectos cooperativos de los hermanos mayores: los niños se benefician de inversión no parental. Sin embargo, Hertwig, Davis y Sulloway[98] advierten que la "heurística de equidad" (una regla que establece que los padres deberían invertir lo mismo en todos sus hijos) puede producir efectos desiguales. Estos autores sostienen que, aunque los padres en ciertos momentos invierten de forma equitativa en todos sus descendientes, los hijos intermedios

[94] S. B. Hrdy y D. S. Judge, "Darwin and the puzzle of primogeniture: An essay on biases in parental investment after death", *Human Nature,* 4, 1993, pp. 1-45; G. P. Murdock, "Ethnographic atlas", University of Pittsburgh Press, Pittsburgh, 1976.

[95] M. Magadi, N. Madise e I. Diamond, "Factors associated with unfavourable birth outcomes in Kenya", *Journal of Biosocial Science,* 33, 2001, pp. 199-225.

[96] P. Draper y R. Hames, *supra,* n. 84; aunque esta investigación no controló factores potencialmente confusos.

[97] C. Faurie, A. F. Russell y V. Lummaa, "Middleborns disadvantaged? Testing birth-order effects on fitness in pre-industrial Finns", *PLoS One,* 4, 2009, p. e5680.

[98] R. Hertwig, J. N. Davis y F. J. Sulloway, "Parental investment: How an equity motive can produce inequality", *Psychological Bulletin,* 128, 2002, pp. 728-745.

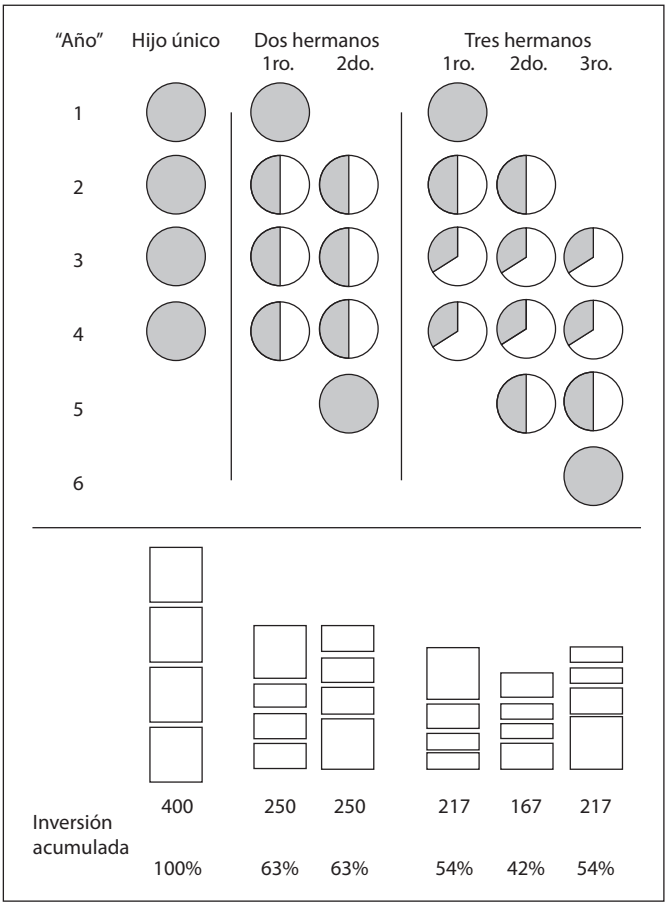


Figura vii.3. *Inversión desigual en niños en una heurística de equidad. Las esferas en la parte superior de la figura representan la distribución de acuerdo con la heurística de equidad como función del orden de nacimiento en familias con uno, dos y tres hijos. Las barras en la parte inferior muestran las inversiones acumuladas, absolutas y relativas (es decir, lo proporcional en cuanto al hijo único) a lo largo de cuatro periodos de crecimiento o "años".*

Fuente: R. Hertwig, J. N. Davis y F. J. Sulloway, "Parental investment: How an equity motive can produce inequality", *Psychological Bulletin,* 128, 2002, pp. 728-745; reproducido con el permiso de la American Psychological Association.

siempre recibirán menos inversión acumulada que los primeros o los últimos porque nunca se benefician de un periodo exclusivo de inversión parental.[99]

Así, la "desventaja de los hijos intermedios" puede producirse incluso si los padres no muestran una preferencia por ninguno de sus hijos. Esto está basado

[99] Véase figura vii.3.

en la conjetura de que los padres sólo invierten mientras sus hijos residen en la casa de sus padres, lo cual no es necesariamente descriptivo de la inversión parental en nuestra especie, debido a que los padres siguen invirtiendo en sus hijos a lo largo de sus vidas. Una última complicación es que si los padres invierten cantidades distintas en sus hijos varones e hijas mujeres la heurística de equidad no se observa.[100] En este caso lo que puede ser relevante para un descendiente es el orden de nacimiento de descendientes de su mismo sexo, así que la definición de la desventaja del niño intermedio debería ser que sólo se observa cuando se toman en cuenta los hermanos del mismo sexo, como en el recuento histórico de Finlandia, donde sólo se observó la desventaja de los hijos intermedios varones.[101]

Preferencias en cuanto al sexo de los descendientes al invertir

Uno de los campos de investigación más ricos en el estudio de la inversión parental es el de las preferencias en cuanto al sexo de los descendientes. En una población con un número igual de hombres y mujeres, el número promedio de nietos que produce una mujer u hombre será igual, debido a que la varianza en el éxito reproductivo difiere entre los sexos (usualmente, pero no siempre, es más alto en los varones), el riesgo de producir hijos en lugar de hijas diferirá: los hijos varones son el sexo de alto riesgo en poblaciones donde la varianza masculina en éxito reproductivo es mayor que la varianza femenina. Cabe señalar que la inversión parental puede tener impactos distintos en los hijos de los que tiene en las hijas. Bajo ciertas circunstancias, una unidad de inversión parental puede ser más valiosa para un hijo que para una hija si esta unidad puede incrementar el éxito reproductivo del hijo en mayor medida que si la misma unidad de inversión parental se le otorgara a su hermana.

Éste es el principio en el que está basado el marco teórico más común en la investigación de las preferencias por el sexo de los descendientes: la *hipótesis Trivers-Willard* (HTW).[102] En la versión formulada para especies no humanas, esta hipótesis estudia la inversión prenatal y afirma que, si se cumplen tres condiciones, entonces el índice de masculinidad al nacer debería variar de formas predecibles. Las condiciones son: *1)* que la condición de la madre (inversora) esté correlacionada con la condición de las crías al final del periodo de inversión parental; *2)* que las condiciones de las crías al final de la inversión parental debe-

[100] Véase siguiente sección.

[101] C. Faurie, A. F. Russell y V. Lummaa, *supra,* n. 97.

[102] R. Trivers y D. E. Willard, "Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring", *Science,* 17, 1973, pp. 990-992.

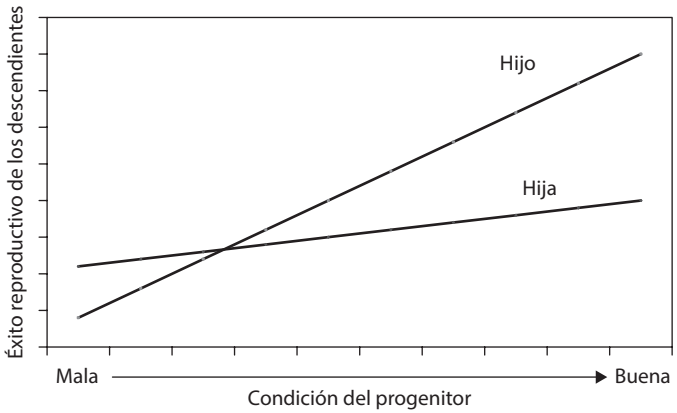


Figura vii.4. *Esquema de las condiciones necesarias para la hipótesis de Trivers-Williams: el éxito reproductivo de los hijos varones debe ser mayor para progenitores en buenas condiciones; el éxito reproductivo de las hijas mujeres es mayor para progenitores en malas condiciones.*

rían perdurar hasta la adultez, y *3)* que un sexo se beneficie más, en términos de aptitud darwiniana, de la inversión parental que el otro.

Usualmente los machos se benefician más de condiciones buenas que las hembras debido a que la varianza en éxito reproductivo es mayor en ellos; en competencias por apareamiento, los machos en buenas condiciones pueden vencer a machos en condiciones malas y así alcanzar un éxito reproductivo mayor. Las hembras en buenas condiciones también pueden vencer a las hembras en malas condiciones, pero la diferencia entre hembras en buenas condiciones y malas condiciones será mucho menor (en términos de aptitud darwiniana) que la diferencia entre hombres en buenas condiciones y hombres en malas condiciones.[103] La HTW predice que las madres en buenas condiciones producirán relativamente más hijos varones y las madres en malas condiciones producirán más hijas niñas.

Se han hecho muchos intentos por encontrar evidencia de la HTW en índices de masculinidad al nacer en nuestra especie; se han obtenido distintos grados de éxito.[104] La mayoría han medido la condición de los progenitores a partir del *estatus* (que se define a partir de la riqueza, la educación y la clase social): Lazarus[105] informa que, de 54 análisis encontrados en distintas investigaciones que estudian la HTW en humanos, 26 (48%) respaldaron la hipótesis. Ha habido menos investigaciones que han intentado evaluar la HTW usando medidas de la con-

[103] Véase figura VII.4.

[104] Véase recuadro VII.3 para el índice de masculinidad al nacer característico de nuestra especie.

[105] J. Lazarus, "Human sex ratios: Adaptations and mechanisms, problems and prospects", en I. C. W. Hardy (ed.), *Sex ratios: Concepts and research models,* Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 287-311.

dición psicológica; también han generado resultados mixtos. En una población en Etiopía en la que muchas personas padecen mala nutrición se documentó que el fuerte efecto del bajo estatus nutricional provocó un mayor número de nacimientos de mujeres.[106] También se observó una correlación entre el consumo bajo de recursos durante el embarazo con un número reducido de nacimientos de hombres en una muestra británica;[107] sin embargo, Stein y sus colegas[108] no observaron ningún efecto de la desnutrición aguda sobre el índice de masculinidad al nacer durante la hambruna holandesa de 1944. La investigación con la muestra británica no es, infortunadamente, la más confiable en tanto que también registró que las mujeres que desayunaron cereales tuvieron una probabilidad mayor de producir hijos varones, un hallazgo dudoso que se difundió ampliamente en los medios de comunicación y puso en duda la calidad de la investigación para algunos científicos.[109] Este hallazgo, que fácilmente se puede interpretar como una rareza estadística, subraya uno de los problemas potenciales de documentar los efectos de la HTW en humanos: es probable que el efecto sea pequeño, por lo que identificar tendencias estadísticas en el índice de masculinidad al nacer resulta una tarea difícil.[110]

Un problema más común de identificar el efecto de Trivers y Willard es que muchas investigaciones no demuestran la existencia de las tres condiciones necesarias para que la HTW sea posible en la población que estudian,[111] y tampoco proponen cuáles podrían ser las causas de los índices de masculinidad sesgados. Algunos autores intentan evaluar las precondiciones[112] y otros están intentando resolver el problema anterior;[113] sin embargo, así como en las investigaciones del orden de nacimiento, los estudios sobre la HTW deberían juzgarse por sus propios méritos.

Además de las investigaciones del índice de masculinidad al nacer, hay mu-

[106] M. A. Gibson y R. Mace, "Strong mothers bear more sons in rural Ethiopia", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. S108-S109; véase también figura VII.5.

[107] F. Mathews, P. J. Johnson y A. Neil, "You are what your mother eats: Evidence for paternal preconception diet influencing foetal sex in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 275, 2008, pp. 1661-1668.

[108] A. D. Stein, P. A. Zybert y L. H. Lumey, "Acute undernutrition is not associated with excess of females at birth in humans: The Dutch Hunger Winter", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. S138-S141.

[109] S. Soung, H. Bang y K. Oktay, "Cereal-induced gender selection? Most likely a multiple testing false positive", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 1211-1212.

[110] A. Gelman y D. Weakliem, "Of beauty, sex and power", *American Scientist,* 97, 2009, pp. 310-316.

[111] G. R. Brown, "Sex-biased investment in nonhuman primates: Can Trivers and Willard's theory be tested?", *Animal Behaviour,* 61, 2001, pp. 683-694.

[112] Por ejemplo, véase E. Z. Cameron y F. Dalerum, "A Trivers-Willard effect in contemporary humans: Male-based rations among billionares", *PLoS One,* 4, 2009, p. e4195.

[113] Por ejemplo, véase V. J. Grant, *Maternal personality, evolution and the sex ratio,* Routledge, Londres, 1998.

RECUADRO VII.3. ¿POR QUÉ LOS ÍNDICES DE SEXUALIDAD AL NACER EN LOS *HOMO SAPIENS* FAVORECEN EL NACIMIENTO DE VARONES?

En promedio, los índices de sexualidad al nacer son de 105 varones por cada 100 mujeres. Tradicionalmente, esta diferencia se explicó a partir de una idea propuesta por Fisher que afirmaba que en promedio la inversión parental en varones y mujeres debe ser igual, dado que en promedio el valor reproductivo de un varón y una mujer deben ser iguales.[a] La tasa de mortalidad infantil usualmente mayor para los varones significa que en promedio los varones recibirán una inversión menor a la de las mujeres, debido a que es más probable que ellos mueran antes del final del periodo de inversión parental. La pequeña diferencia en el índice de sexualidad al nacer que favorece a los varones compensa este periodo corto de cuidado parental en favor de los varones de tal forma que la inversión general en varones y mujeres es igual. Esta hipótesis asume que el valor marginal de la inversión para cada sexo es la misma; sin embargo, la hipótesis de Trivers-Williams (HTW) afirma que esto no es siempre el caso (aunque la HTW intenta explicar los sesgos en los índices de sexualidad al nacer en poblaciones hacia dentro de las especies y no de las especies en su totalidad). A pesar del gran interés en la biología evolucionista, el sesgo masculino en el índice de sexualidad de nuestra especie aún no se ha explicado del todo.[b] El problema de predecir los índices de sexualidad al nivel de la población en otras especies vertebradas[c] ha provocado que algunos autores propongan que el estudio de los índices de sexualidad al nacer puede ser más productivo si se hace a nivel individual.[d]

[a] R. A. Fisher, *The genetical theory of natural selection,* Oxford University Press, Oxford, 1930.

[b] J. Lazarus, "Human sex ratios: Adaptations and mechanisms, problems and prospects", en I. C. W. Hardy (ed.), *Sex ratios: Concepts and research models,* Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 287-311.

[c] S. A. Frank, "Sex allocation theory for birds and mammals", *Annual Review of Ecology and Systematics,* 21, 1990, pp. 13-55.

[d] S. A. West, S. E. Reece y B. C. Sheldon, "Sex ratios", *Heredity,* 88, 2002, pp. 117-124; S. A. West y B. C. Sheldon, "Constraints in the evolution of sex ratio adjustment", *Science,* 295, 2002, pp. 1685-1688.

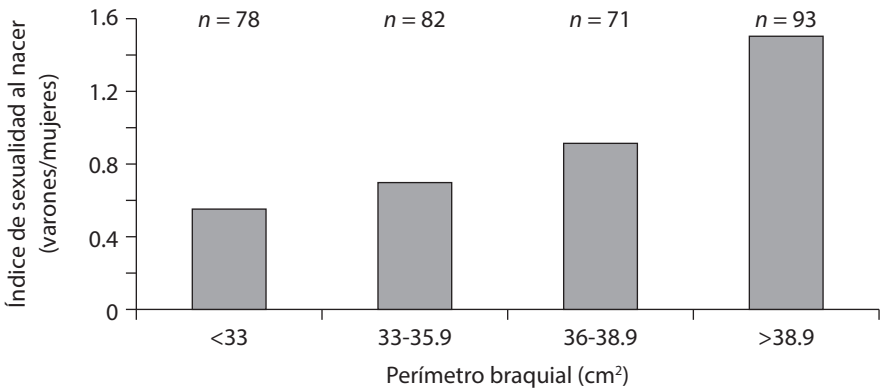


FIGURA VII.5. *Índice sexual al nacer mayor en mujeres en mejores condiciones en zonas rurales de Etiopía.*

FUENTE: M. A. Gibson y R. Mace, "Strong mothers bear more sons in rural Ethiopia", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. S108-S109. Reproducido con el permiso de la Royal Society.

chas investigaciones que se preguntan si la HTW también se puede aplicar a la inversión posnatal. De cierta forma debería ser más fácil investigar los patrones de inversión preferencial posnatal en tanto que los mecanismos de la inversión posnatal preferencial potencialmente se pueden investigar de forma directa.[114] Algunas investigaciones de esta índole han intentado también determinar si las precondiciones necesarias para la HTW se cumplen, en particular si el éxito reproductivo de los hijos e hijas varía como resultado del estatus parental. Aunque manipular los índices de masculinidad antes del nacimiento puede ser difícil, el infanticidio se puede usar como un medio de ajuste del índice de masculinidad. El famoso análisis de Dickemann[115] de investigaciones en Asia y Europa observa que el infanticidio femenino fue mucho más común entre los estratos sociales altos: esta investigadora cita un grupo indio de una casta alta que afirma que nunca se le permitió permanecer con vida a una niña nacida dentro de esta casta. Esto encaja con la HTW en tanto que los varones de un estatus alto tienen una posibilidad más alta de encontrar esposas que los varones de estatus menores porque es común en las sociedades estratificadas que las mujeres (y los hombres no) se casen con parejas de clases sociales más altas. Las mujeres de estatus altos, por otro lado, se verán obligadas a competir por parejas en los pocos estratos sociales donde el matrimonio es aceptable para ellas, mientras que las mujeres de bajo estatus no tendrán mayores problemas para encontrar pareja.

El infanticidio es el extremo de la inversión parental preferencial; usualmente es más moderada. Los patrones de inversión parental que favorecen a las mujeres, pero que no llegan al extremo del infanticidio, se han encontrado en dos poblaciones contemporáneas: la sociedad pastoril de los mukogodo en Kenia[116] y los gitanos húngaros[117] muestran un tratamiento preferencial por las niñas en términos de duración de la lactancia, tratamientos médicos y educación. Ambas son sociedades donde las mujeres tienen un potencial reproductivo mayor porque son capaces de casarse con hombres de grupos vecinos más ricos, mientras que los varones se ven obligados a competir con hombres dentro de su grupo y hombres de otras comunidades para conseguir parejas. En un grado posterior de desarrollo, Mace[118] señala que el patrón de herencia que beneficia sólo a hom-

[114] L. Cronk, "Boy or girl: Gender preferences from a Darwinian point of view", *Reproductive Biomedicine Online,* 15, 2007, pp. 23-32.

[115] M. Dickemann, "Female infanticide, reproductive strategies and social stratification: A preliminary model", en N. A. Chagnon y W. Irons (eds.), *Evolutionary biology and human social behaviour,* Duxbury Press, North Scituate, Rhode Island, 1979, pp. 321-367.

[116] L. Cronk, "Low socioeconomic status and female-biased parental investment: The Mukogodo example", *American Anthropologist,* 91, 1989, pp. 414-429.

[117] T. Bereczkei y R. I. M. Dunbar, "Female-biased reproduction strategies in a Hungarian Gypsy population", *Proceedings of the Royal Society B,* 264, 1997, pp. 26417-26422.

[118] R. Mace, *supra,* n. 84.

bres en la sociedad pastoril de los gabbra de Kenia es adaptativo porque en esta sociedad los varones se benefician mucho más de su riqueza heredada (al hacerse polígamos) que las mujeres. Esta preferencia parental particular no se puede atribuir a la HTW porque todos los padres les otorgan recursos a sus hijos varones dentro de esa sociedad; pero encaja con el principio (que se puede generalizar a partir de la HTW) de que los padres invertirán sus recursos de forma estratégica para maximizar su propia aptitud.

La HTW no es el único candidato para explicar la inversión parental sesgada, pero sí es la que más se ha estudiado. Otras explicaciones posibles son la mejora de los recursos locales[119] o la competencia por recursos locales.[120] En el caso de la mejora de recursos, los niños que incrementan el éxito reproductivo de sus padres (por ejemplo, al ayudar a cuidar a sus hermanos) pueden ser favorecidos. En el caso de la competencia por recursos, los niños que compiten con sus padres o sus otros hermanos por recursos locales pueden ser desfavorecidos. Se ha sugerido que los patrones de amamantamiento preferencial en favor de las hijas mujeres son el resultado de los efectos de la mejora de los recursos locales en dos poblaciones donde se sabe que las hijas ayudan a cuidar a sus hermanos: los huteritas[121] y una comunidad caribeña.[122] Como se señaló antes, las hijas frecuentemente cuidan a sus hermanos y proveen otros servicios para sus madres, pero la inversión que favorece a las niñas tiende a ser relativamente poco común. Estas explicaciones sólo aplican si las hijas son particularmente útiles en comparación con los hijos varones, que parece ser el caso al menos en el ejemplo caribeño: una sociedad matrilocal donde las niñas son más productivas que los niños dentro de la familia.[123]

A veces este tipo de explicaciones proviene de los progenitores que en sus propias palabras explican por qué se favorece a los hijos en sociedades patrilocales, donde los hijos permanecen en la casa de la familia y contribuyen a la economía familiar, pero las hijas se casan y se mudan: "Las hijas son como los cuervos, las alimentas y luego se van volando". El hecho de que más sociedades contemporáneas sean patrilocales que matrilocales podría explicar que la preferencia

[119] S. T. Emlen, J. M. Emlen y S. A. Levin, "Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest", *American Naturalist,* 127, 1986, pp. 1-8.

[120] A. B. Clark, "Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate", *Science,* 201, 1978, pp. 163-165; J. B. Silk, "Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities", *American Naturalist,* 121, 1983, pp. 56-66.

[121] Una secta norteamericana de anabaptistas; S. W. Margulis, J. Altmann y C. Ober, "Sex-biased lactational duration in a human population and its reproductive costs", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 32, 1993, pp. 41-45.

[122] R. J. Quinlan, M. B. Quinlan y M. V. Flinn, "Local resource enhancement and sex-biased breastfeeding in a Caribbean community", *Current Anthropology,* 46, 2005, pp. 471-480.

[123] *Idem.*

por hijos varones sea mucho más común que la preferencia por hijas mujeres,[124] aunque deberíamos interpretar este tipo de afirmaciones con precaución porque lo que la gente dice y lo que la gente hace no son necesariamente la misma cosa. Pennington y Harpending[125] documentaron lo que parecía ser una preferencia por hijas en los herero, una sociedad pastoril de Botswana: era mucho más probable que las niñas sobrevivieran la infancia que los niños. Pero los herero no atribuían la alta supervivencia de las niñas a una preferencia por las hijas mujeres (al menos cuando conversaron con los antropólogos). Más bien, afirmaron que era el resultado de brujería dirigida a mujeres con hijos varones, que resultaba de la envidia de mujeres menos afortunadas. Sin embargo, las observaciones de los autores (así como de los grupos étnicos vecinos) atribuyeron la discrepancia a la inversión parental preferencial; en particular, notaron que los herero simplemente no alimentaban a sus hijos varones tan bien como a sus hijas mujeres.

Interacciones entre el orden de nacimiento y la preferencia en cuanto al sexo

La naturaleza complicada tanto de los efectos del orden de nacimiento como las preferencias en cuanto al sexo en la inversión parental significa que no se deberían estudiar de forma aislada. La combinación de los costos diferenciales de criar niños o niñas, sus distintos beneficios reproductivos y los efectos de la competencia por recursos o la mejora de recursos muchas veces significa que no se observe simplemente una preferencia por hijos o hijas o por niños que nacieron en cierto orden. Incluso en sociedades donde se expresa una clara preferencia por los hijos varones, ciertos hijos varones pueden ser más favorecidos que otros, así como algunas hijas son menos discriminadas que otras. La discriminación que sufren las niñas puede ser particularmente severa cuando las niñas tienen muchas hermanas mayores; lo anterior se manifiesta como un índice de mortalidad incrementado para tales niñas.[126] De forma similar, los niños con muchos hermanos mayores pueden ser discriminados incluso en sociedades donde hay una preferencia por los hijos varones: en la sociedad pastoril gabbra los últimos

[124] F. Arnold, "Sex preference and its demographic and health implications", *International Family Planning Perspectives,* 18, 1992, pp. 93-101.

[125] R. Pennington y H. Harpending, *The structure of an African pastoralist community: Demography, history and ecology of the Ngamiland Herero,* Clarendon Press, Oxford, 1993.

[126] M. Das Gupta, "Selective discrimination against female children in India", *Population and Development Review,* 13, 1987, pp. 77-101; P. K. Muhuri y S. H. Preston, "Effects of family composition on mortality differentials by sex among children in Matlab, Bangladesh", *Population Development Review,* 17, 1991, pp. 415-434.

niños en nacer heredan menos riqueza y se casan a una edad más avanzada que sus hermanos mayores.[127]

Borgerhoff Mulder[128] investigó las preferencias parentales tanto en orden de nacimiento como en sexo con el objetivo de distinguir entre la HTW y los modelos de competencia por recursos o mejora de recursos en los agrícolas-ganaderos kipsigis de Kenia. Se encontró que los resultados dependieron de la cantidad de inversión parental. Un efecto de la HTW fue evidente, por ejemplo, en la educación: los padres más ricos favorecieron a los hijos varones y los padres más pobres a las hijas mujeres, lo cual es consistente con la afirmación de que la riqueza tiene un efecto más fuerte sobre el éxito reproductivo de los varones que sobre el éxito reproductivo de las mujeres en esta población. También hubo evidencia de competencia y cooperación entre hermanos. Los hermanos parecían cooperar entre sí, pero se beneficiaban de sus hermanas de tal forma que los padres invirtieron más en hijos varones con pocos hermanos hombres y en hijos varones con más hermanas. Las niñas no fueron tan afectadas por sus hermanos y hermanas y, como se predijo, la cantidad de hermanos no influenció tanto la inversión que recibieron de sus progenitores. La conclusión de Borgerhoff Mulder fue que las investigaciones sobre las preferencias de la inversión parental deberían tomar en cuenta un amplio rango de factores socioecológicos que limitan las opciones y las recompensas de los progenitores, el valor de los niños y los costos de la inversión parental, así como las medidas de inversión que son útiles para comparar patrones de inversión entre los sexos y entre clases; una conclusión holística apropiada para cerrar el tema de las preferencias parentales de inversión.

La forma en que la condición de los progenitores afecta en quien se invierte

Otro factor que se debe tomar en cuenta al investigar la inversión parental son las características de los progenitores. Así como el valor reproductivo de los descendientes varía con la edad, también varía el de los progenitores; en términos más precisos, el valor reproductivo de los progenitores declinará conforme avance su periodo reproductivo. Esto puede influir en la decisión de los progenitores de invertir en sus descendientes. Los índices de aborto e infanticidio son más altos entre las mujeres jóvenes que entre las mayores, debido a que las mujeres mayores tienen menos oportunidades de remplazar tales niños.[129] Las con-

[127] R. Mace, *supra,* n. 84.

[128] M. Borgerhoff Mulder, *supra,* n. 68.

[129] M. Daly y M. Wilson, *supra,* n. 72; J. E. Lycett y R. I. M. Dunbar, "Abortion rates reflect the optimization of parental investment strategies", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 2355-2358.

diciones de los progenitores también influirán en cuánto se invierte. Una hipótesis conocida, pero que hasta ahora ha recibido poco apoyo, es la *hipótesis de inversión terminal.*[130] Ésta afirma que la inversión parental debería incrementarse en los últimos descendientes (en especial en el último) porque no hay necesidad de conservar recursos para hijos futuros.

Esta hipótesis aplicada a nuestra especie ha encontrado cierto apoyo porque los índices de gemelos y de niños nacidos con anormalidades genéticas se incrementan conforme avanza la edad de la madre.[131] Se ha sugerido que lo anterior se debe a que las madres más jóvenes están más dispuestas a terminar un embarazo en el que el cigoto no es óptimo. Debido a que la tecnología que determina si un feto no es óptimo puede generar falsos positivos, donde fetos sanos son terminados por error, las madres con edad más avanzada están dispuestas a arriesgarse.[132] Además de este caso, la evidencia de inversión terminal en humanos no es muy sólida, tal vez porque otros aspectos de la condición parental también pueden cambiar dependiendo de la edad de los padres.[133]

Otras características parentales que cambian con la edad y que pueden resultar en una inversión mayor al final de la vida reproductiva de un progenitor son la experiencia y los recursos acumulados. La creciente experiencia podría explicar por qué los primeros hijos tienen un riesgo particularmente alto de morir.[134] En sociedades con riqueza heredada, los recursos tienden a acumularse con la edad y en economías de salario, los salarios pueden incrementarse con la edad y la experiencia. La producción de comida en las sociedades de subsistencia podría seguir un patrón más curvilíneo (donde los adultos más jóvenes o más viejos son menos eficientes que los adultos de edad media) porque usualmente está relacionado con cambios en la condición y la fuerza física.[135] Este declive de la condición psicológica con la edad podría significar la destitución definitiva de la hipótesis de inversión terminal. Una investigación teórica de McNamara y sus colaboradores[136] halló que si se incluyen los cambios en el valor reproductivo parental y la condición parental a lo largo de los años en el modelo, entonces se puede predecir que la inversión parental disminuye con la edad,

[130] G. C. Williams, *Adaptation and natural selection,* Princeton University Press, Princeton, 1966.

[131] L. S. Forbes, "The evolutionary biology of spontaneous abortion in humans", *Trends in Ecology and Evolution,* 12, 1997, pp. 446-450.

[132] *Idem.*

[133] D. N. T. Fessler, C. D. Navarrete, W. Hopkins y M. K. Izard, "Examining the terminal investment hypothesis in humans and chimpanzees: Associations among maternal age, parity, and birth weight", *American Journal of Physical Anthropology,* 127, 2005, pp. 95-104.

[134] J. N. Hobcraft, J. W. McDonald y S. O. Rutstein, "Demographic determinants of infant and early child mortality: A comparative analysis", *Population Studies,* 39, 1985, pp. 363-385.

[135] J. Bock y S. Johnson, *supra,* n. 55; K. Hill y A. M. Hurtado, *supra,* n. 32.

[136] J. M. McNamara, A. I. Houston, Z. Barta *et al.,* "Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 4061-4066.

lo cual sugiere que al estudiar una conducta se deberían estudiar cuidadosamente todos los limitantes de ella así como sus posibles beneficios adaptativos.

El papel de la calidad y los riesgos ambientales

Para terminar la sección sobre inversión parental, deberíamos finalmente mencionar los efectos de la calidad y los riesgos ambientales porque ambos afectan la condición parental, la habilidad de invertir y las posibles recompensas de la inversión. El riesgo ambiental puede afectar el esfuerzo parental en general y puede determinar qué tan preferencial es el esfuerzo parental. El alto riesgo puede resultar en un esfuerzo reducido general: si los progenitores saben que no habrá forma de reducir los riesgos ambientales o de mejorar las condiciones de sus hijos, entonces no tendrá mucho sentido desperdiciar esfuerzo en intentarlo.[137] El alto riesgo ambiental también puede resultar en una estrategia de "minimización de riesgos" en la que los progenitores invierten lo mismo en todos sus descendientes, porque no pueden determinar con seguridad cuál de ellos logrará sobrevivir y prosperar. Esta estrategia se ha observado en la inversión educativa de niños sudafricanos.[138]

De forma similar, las condiciones de escasez crónica de recursos pueden resultar en una inversión relativamente baja y en poca discriminación entre los hijos, porque en estas condiciones los progenitores no pueden controlar la supervivencia y probabilidad de reproducción de los hijos. Cuando los recursos son más abundantes, los progenitores muestran mayores preferencias al invertir, porque es más probable que una inversión fuerte en algunos niños genere mayores beneficios. La evidencia de lo anterior se puede observar en la inversión educativa en dos poblaciones africanas: las zonas rurales de Etiopía y Malawi. En ambas sociedades, las preferencias por el orden de nacimiento en la educación son más fuertes en familias acaudaladas en comparación con familias pobres.[139] Se ha propuesto que este incremento en la inversión parental preferencial (se invierte mucho en pocos hijos en lugar de invertirse poco en muchos hijos) puede constituir una explicación para el declive de fertilidad que hoy en día caracteriza a todas las sociedades humanas.[140]

[137] R. J. Quinlan, "Human parental effort and environmental risk", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 121-125.

[138] C. Lidell, L. Barrett y P. Henzi, "Parental investment in schooling: Evidence from a subsistence farming community in South Africa", *International Journal of Psychology,* 38, 2003, pp. 54-63.

[139] M. A. Gibson y R. Sear, "Does wealth increase parental investment biases in child education? Evidence from two African populations on the cusp of the fertility transition", *Current Anthropology,* 51, 2010, pp. 693-701.

[140] R. Mace, "The evolutionary ecology of human family size", en R. I. M. Dunbar y L. Barrett (eds.), *The Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 383-396.

Conclusión

La especie humana se caracteriza por una gran inversión parental, pero también se caracteriza por ser una especie en la que la inversión parental puede venir de individuos que no son los padres del niño. La evolución de la familia humana, así como algunos de nuestros rasgos psicológicos pudieron ser el resultado de la necesidad de los progenitores de involucrar a otros parientes en la crianza de varios niños, costosos de manera simultánea, en diferentes etapas de desarrollo. Nuestro largo periodo de dependencia, que requiere de una transferencia de habilidades y recursos, aumenta la complejidad de la inversión parental: lo que se invierte también es variado, tanto lo somático como extrasomático y los distintos patrones de inversión se pueden observar en distintos tipos de inversión. Por lo tanto, para medir la inversión parental se debe tomar en cuenta quién invierte, lo que se invierte, en quién se invierte y en qué tipo de entorno sucede la inversión; asimismo, es necesario controlar los muchos factores potencialmente confusos que podrían influir en las medidas de tal inversión.

Las investigaciones actuales no siempre tienen un acercamiento tan cauteloso al análisis de la inversión parental, de tal forma que es importante evaluar cuidadosamente cada investigación por sus propios méritos. Los problemas de medición y de metodología asedian en particular las investigaciones sobre el orden de nacimiento y las preferencias en cuanto al sexo de los hijos, pero están presentes en todas las investigaciones sobre inversión parental. Los estudios recientes comienzan a usar métodos precisos para entender de manera más precisa las estrategias de inversión parental[141] y también empiezan a evaluar hipótesis alternativas sobre las conductas parentales.[142]

Este capítulo abordó la psicología evolucionista de forma general: muchas de las investigaciones mencionadas en este capítulo se han llevado a cabo en los campos de la antropología evolucionista o la ecología conductual, áreas que tradicionalmente se han interesado más por preguntas que tienen que ver con las relaciones familiares y las inversiones parentales que por la psicología evolucionista (en sentido estricto), donde el interés tiende a ser la selección sexual. El énfasis de estas dos disciplinas en las sociedades tradicionales con alta fertilidad ha resultado en una mejor comprensión de la inversión parental en economías de pequeña escala, pero hay muy poca información sobre las estrategias de crianza en sociedades industrializadas con bajos índices de fertilidad. Estas disciplinas

[141] Por ejemplo, usan técnicas avanzadas de estadística para controlar factores potencialmente confusos cuando investigan las preferencias parentales en la inversión; D. W. Lawson y R. Mace, *supra,* n. 81.

[142] Es necesario progresar en la interpretación de patrones de crianza; por ejemplo, véase J. Winking, M. Gurven, H. Kaplan y J. Steiglitz, *supra,* n. 43.

también tienden a ignorar los mecanismos que generan algunas conductas particulares. Para entender por completo las estrategias de inversión paternal se necesita recolectar evidencia de un rango mayor de entornos para poder evaluar los puntos en común y las variaciones en la crianza; una forma obvia de subsanar esta falta de información sería extender las investigaciones de inversión parental de tal forma que incluyan sociedades modernas.[143] Los científicos sociales han recopilado un gran corpus de investigación sobre la crianza en sociedades modernas; sin embargo, como no han trabajado a partir de un marco teórico evolucionista no siempre se han hecho preguntas relevantes para los debates evolutivos sobre la inversión parental. También se podría recopilar más evidencia sobre las causas próximas del cuidado parental y los mecanismos que dan lugar a las preferencias en inversión, tal vez a partir de la investigación detallada de cómo varía el cuidado parental[144] en función del sexo y el orden de nacimiento de los hijos.

Las investigaciones futuras necesitan continuar recolectando información útil y desarrollando técnicas estadísticas para controlar exitosamente los factores confusos; para poner a prueba hipótesis opuestas de las estrategias de inversión; para enfocarse más en identificar la inversión en sí, en lugar de depender de los efectos observables de la inversión en la vida de los niños; para estudiar los mecanismos que dan lugar a los patrones de inversión, y para hacer todo esto en distintos entornos y economías: para desarrollar una comprensión total de la crianza humana y de las relaciones familiares.

AGRADECIMIENTOS

Gracias a David Lawson, Gillian Brown y Mhairi Gibson por sus útiles comentarios y análisis que mejoraron este capítulo.

[143] Una excepción es la inversión de los abuelos, que sí ha sido estudiada en sociedades industrializadas; véase, por ejemplo, D. A. Coall, R. Meier, M. Hertwig *et al.,* "Grandparental investment: Influence of reproductive timing and family size", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 455-463; H. A. Euler y B. Weitzel, "Discriminative grandparental solicitude as reproductive strategy", *Human Nature,* 7, 1996, pp. 39-60.

[144] M. Daly y M. Wilson, *supra,* n. 91.

VIII. PERSONALIDAD Y DIFERENCIAS INDIVIDUALES

Adrian Furnham

Queda claro que hay tanto similitudes como diferencias entre la psicología diferencial y la evolucionista. Ambas (aunque en mayor medida la evolucionista) se han desarrollado a partir del trabajo de los grandes pensadores del siglo xix, como Darwin. Además, se podría argüir que ambas son universalistas en tanto que señalan que los factores de corto plazo (culturales o situacionales) tienen un impacto menor en la conducta social que los factores interpersonales de largo plazo. Tercero, ambas se dedican (al menos actualmente) a explicar los procesos conductuales que van más allá del trabajo descriptivo y taxonómico que caracterizó a investigaciones del pasado. Finalmente, ambos campos de investigación actualmente están floreciendo y empiezan a formar vínculos fructíferos entre sí.[1]

No obstante, hay tres advertencias que debemos mencionar antes de comenzar: tanto en la psicología evolucionista como la diferencial, hay múltiples teorías, sistemas y modelos en los que se ha basado la investigación empírica. En parte porque la teoría de la personalidad ha sido estudiada por más tiempo en la academia de la psicología (por más de cien años), hay una considerable variedad de teorías sobre la etiología, la estructura y el funcionamiento de la personalidad.[2] Así, por ejemplo, hay teorías ortodoxas y neopsicoanalíticas de la personalidad; también hay autoteóricos así como aquellos interesados en temperamentos y rasgos. De hecho, Webster[3] señala que la evolución de las teorías científicas podría reflejar la selección darwiniana en tanto que las teorías, como las especies, se mezclan y desaparecen a lo largo del tiempo.

Es posible que el caso más "exitoso" y el marco teórico más dominante de la psicología diferencial actualmente sea el de la teoría del rasgo, en particular el modelo de las Cinco Grandes dimensiones de la personalidad.[4]

[1] D. M. Buss, "Evolutionary personality and psychology", *Annual Review of Psychology,* 42, 1991, pp. 459-491; D. Nettle, "The evolution of personality variation in humans and other animals", *American Psychologist,* 6, 2006, pp. 622-631.

[2] A. Furnham, *Personality and intelligence at work,* Routledge, Londres, 2008.

[3] G. Webster, "Evolutionary theory's increasing role in personality and social psychology", *Evolutionary Psychology,* 5, 2007, pp. 84-91.

[4] P. Costa y R. McCrae, *Revisited neo Personality and neo Five Factor Inventory Professional Model,* Psychological Assessment Resource, Odessa, Florida, 1992.

El presente capítulo se enfocará en este modelo, con una evaluación más general de la perspectiva *biopsicosocial,* que incorpora ciertos fundamentos biológicos de diferencias individuales. Es decir, se afirma en esta perspectiva que las diferencias individuales son heredables y se pueden explicar principalmente en términos biológicos, de hormonas y de los procesos psicológicos que las generan.

Segundo, aunque los psicólogos evolucionistas han buscado las causas remotas de un sinnúmero de conductas, una buena parte de la investigación sobre la personalidad ha sido taxonómica. Los grandes debates entre el modelo de tres dimensiones de Eysenck y el modelo de 16 dimensiones de Cattell (oblicuo y exhaustivo) transcurrieron por 30 años.[5] Aunque la mayoría de los investigadores de rasgos aceptan el modelo de los Cinco Grandes, aún hay voces importantes que defienden un modelo de seis, siete y ocho dimensiones. También ha habido intentos por derivar un modelo de sólo dos factores (conocido como *plasticidad y estabilidad*) e incluso un modelo con un solo factor, que ha resultado muy interesante para los teóricos evolucionistas de la personalidad.[6] Las descripciones preceden las explicaciones y mucho esfuerzo se ha hecho por explicar en lugar de describir, en parte porque se asume que se necesita establecer (y convenir) un modelo de personalidad antes de que se puedan dar explicaciones más profundas. Tercero, los teóricos de la personalidad han sido más "experimentales" que los psicólogos evolucionistas, aunque hay investigaciones de carácter cada vez más experimentales que evalúan hipótesis derivadas de la psicología evolucionista.

El presente capítulo tomará la perspectiva de la psicología evolucionista para estudiar la psicología diferencial. Documentará y evaluará la evidencia de explicaciones evolucionistas del origen y la función de la personalidad y la inteligencia. Los psicólogos sociales y transculturales nunca han resistido la perspectiva evolucionista. Por eso, Whiting[7] propuso un modelo adaptativo ecológico, en el que se tomaron en cuenta distintos sistemas de variables para estudiar la personalidad:

1. La *ecología:* el entorno físico, los recursos y la geografía.
2. El *sistema de subsistencia:* métodos de explotación de la ecología para sobrevivir, como son la agricultura, la pesca, la recolección y el trabajo industrial.

[5] A. Furnham, *supra,* n. 2.

[6] J. Rushton, T. Bons y Y-M Hur, "The genetics and evolution of a general factor of personality", *Journal of Research in Personality,* 42, 2008, pp. 1173-1185.

[7] J. Whiting, "Socialization process and personality", en F. Hsu (ed.), *Psychological anthropology,* Dorsey, Homewood, 1961.

3. El *sistema sociocultural:* instituciones, normas, papeles y valores que existen fuera del individuo.
4. El *sistema individual:* percepción, aprendizaje, motivación y cultura subjetiva (la última incluye la percepción de elementos del sistema cultural).
5. El *sistema interindividual:* patrones de conducta social, incluyendo métodos de crianza de los niños.

Estos diferentes sistemas se interrelacionan pero han dado pie a numerosas investigaciones que han mostrado cómo las condiciones ecológicas (es decir, geográficas) generan diferentes sistemas de subsistencia (por ejemplo, agricultura en lugar de caza-recolección), que a su vez generan distintos tipos de estrategias de socialización (y posiblemente de selección) que influyen en las diferencias interpersonales e intrapersonales.[8] Sin embargo, también es posible el patrón inverso y que los individuos sean los que modifican tanto la cultura como la ecología. Los psicólogos sociales han preferido tomar en cuenta principalmente las diferencias interindividuales en lugar de las intraindividuales; que son el interés primordial de los psicólogos diferenciales.

Los psicólogos sociales se han enfocado también en conductas particulares (por ejemplo, el altruismo y la agresión), así como en la elección de pareja y las relaciones. Muchos han comparado a los humanos con otros animales sociales y han aceptado conceptos evolutivos como la aptitud inclusiva, el cuidado parental diferencial y la selección sexual.[9] Muchos aceptan que los patrones y regulaciones de la conducta social dentro y entre culturas son la evidencia de la existencia de mecanismos adaptativos diseñados específicamente para promover la supervivencia y la reproducción; sin embargo, la mayoría no prefieren teorías y explicaciones de rasgos o de diferencias intraindividuales estables y más bien prefieren reafirmar la influencia de factores sociales o interpersonales sobre la conducta.

Algunas investigaciones (tanto teóricas como empíricas) toman expresamente una perspectiva evolucionista para explicar la personalidad.[10] Por ejemplo, Shackelford ofrece una simple explicación de la personalidad desde una perspectiva evolucionista:

> Un mensaje clave de la psicología evolucionista es que la compleja arquitectura de los mecanismos psicológicos (típicos de una especie y específicos a un dominio) per-

[8] J. Berry y R. Annis, "Ecology, culture and psychological differentiation", *International Journal of Psychology,* 9, 1974, pp. 173-193.

[9] D. T. Kendrick, "Evolutionary social psychology", *International Encyclopedia of the Social & Behavioural Sciences,* 2004, pp. 5022-5024.

[10] Por ejemplo, véase D. M. Buss, *supra,* n. 1.

> mite la gran flexibilidad (dependiente del entorno) de la conducta humana. Las aproximaciones evolucionistas modernas buscan entender (además de la naturaleza humana típica de la especie, diferenciada culturalmente y particular en cada sexo) las formas en que los individuos se distinguen dentro de la especie, dentro de culturas y dentro de los sexos. Así, la unidad arquitectónica de la personalidad es el mecanismo psicológico evolucionado. Pero estos mecanismos no operan (y no pueden operar) dentro de un vacío. Los mecanismos dependen, para ser activados, de los estímulos contextuales para los que han evolucionado cierta sensibilidad. Así, la personalidad es relativamente estable en el sentido de estar compuesta de una serie finita de mecanismos psicológicos típicos de la especie. Al nivel de respuesta cognitiva, afectiva y conductual de estos mecanismos, empero, la personalidad es variable. La forma más precisa de describir la personalidad es consistente y variable: está compuesta por una serie finita de mecanismos psicológicos típicos de la especie y específicos a un dominio que se activan por estímulos contextuales relevantes. Y porque no hay dos psicologías individuales que recibirán y procesarán estímulos idénticos de forma idéntica, las diferencias individuales son una importante área de estudio para los psicólogos evolucionistas.[11]

El pionero de la psicología evolucionista de la personalidad fue Buss.[12] Posteriormente, Figueredo y sus colegas[13] revisaron el trabajo que se había hecho y dividieron las teorías actuales en tres grupos. El primero es el de las teorías de *neutralidad selectiva,* que especifican varios procesos (por ejemplo, la heredabilidad reactiva, las estrategias dependientes de la frecuencia de un fenotipo de la población y la amplificación no adaptativa del desarrollo de rasgos). El segundo es el grupo de las teorías de *significado adaptativo,* que afirman que las diferencias de personalidad reflejan estrategias adaptativas específicas. El tercero es el grupo de las teorías de *dependencia de la frecuencia de un fenotipo,* que explican las condiciones que generan el polimorfismo y el mecanismo que lo provoca. Esta aproximación intenta "explicar cómo las dimensiones diferentes y fragmentadas de la personalidad constituyen un equilibrio para los individuos que adoptan estrategias adaptativas alternativas o condicionales".[14]

[11] T. K. Shackelford, "Recycling, evolution and the structure of human personality", *Personality and Individual Differences,* 41, 2006, p. 1553.

[12] D. M. Buss, "Human mate selection", *American Scientist,* 73, 1985, pp. 47-51; D. M. Buss, "Sex differences in human mate selection criteria: An evolutionary perspective", en C. Crawford, M. Smith y D. Krebs (eds.), *Sociobiology and psychology: Issues, goals and findings,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, Nueva Jersey, 1987, pp. 335-354; D. M. Buss, "The evolution of human intersexual competition: Tactics of male attraction", *Journal of Personality and Social Psychology,* 54, 1988, pp. 616-628; D. M. Buss, *supra,* n. 1.

[13] A. Figueredo, J. Sefcek, G. Vasquez *et al.,* "Evolutionary psychology", en D. M. Buss (ed.), *Handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Hoboken, 2005, pp. 851-877.

[14] *Ibid.,* p. 855.

El estado actual de la psicología diferencial

La psicología diferencial tiene dos ramas distintas. Una se enfoca en el estudio de las habilidades y usa pruebas de potencia; busca describir y explicar el rango de habilidades humanas en el nivel más detallado y específico (por ejemplo, andar en bicicleta, leer un mapa) y el pensamiento abstracto. El interés central está en las habilidades cognitivas, que comúnmente se conocen como "inteligencia". Se han reportado en especial las diferencias entre grupos, en particular entre los grupos de edad, raza y sexo, desde principios del siglo XX, pero realmente sólo desde finales del siglo pasado empezaron algunos psicólogos a usar la teoría de la evolución para explicar tales diferencias.[15] Esta sección revisará y evaluará las ideas de tres de estos investigadores.

Los investigadores de la inteligencia parecen estar divididos entre aquellos que aseguran que hay una inteligencia general *(g)* y aquellos que creen en múltiples inteligencias, aunque la evidencia claramente respalda al primer grupo. Las ventajas evolutivas de una inteligencia alta parecen tan obvias que hay pocas investigaciones al respecto. Sin embargo, hay especulaciones interesantes para explicar que hay, por ejemplo, una relación entre la inteligencia y la longevidad. Así, Deary[16] ofrece cuatro posibles formas de explicar por qué la gente inteligente vive más tiempo:

- La gente inteligente tiene trabajos mejores, más seguros, menos estresantes y menos peligrosos debido a sus altos grados académicos.
- La gente inteligente tiene conductas más sanas.
- Existe una relación entre la gente menos inteligente y problemas físicos durante la juventud.
- La inteligencia es un índice de sistemas corporales bien integrados o sanos que predicen la mortalidad.

La segunda rama de la psicología diferencial es el estudio de las preferencias, a veces llamada la *teoría de la personalidad.* En esta rama las investigaciones estudian las preferencias de los individuos, tienden a no ser cronometradas y los resultados son bidireccionales, las pruebas de preferencias se han usado para medir temperamentos, rasgos y tipos así como actitudes, creencias y valores. Incluso cuando se miden rasgos, que es el enfoque del capítulo, hay diferentes pruebas dependiendo de si el enfoque es en rasgos "normales" o "anormales".

[15] J. Rushton, "Differential K theory", *Personality and Individual Differences,* 6, 1985, pp. 441-452; J. Rushton, *Race, evolution and behaviour: A life history perspective,* CDRI, Port Huron, Michigan, 2000.

[16] I. Deary, "Why do intelligent people live longer?", *Nature,* 456, 2008, pp. 175-176.

Más adelante se analizará la importancia adaptativa de los rasgos anormales, en especial los trastornos de la personalidad. También se estudiarán los trastornos de personalidad que están vinculados con rasgos normales de personalidad. Esta sección examinará ambas partes de la psicología diferencial, en especial la naturaleza de las explicaciones evolucionistas de la personalidad y la habilidad cognitiva.

Las investigaciones actuales de la teoría de la personalidad son problemáticas en parte por las viejas discusiones entre los *agrupadores* (que respaldan una explicación parca de la personalidad) y los *desglosadores* (que abogan por la explicación exhaustiva). Es decir, aún hay un gran número de teorías, pruebas de personalidad y modelos contrarios. Algunos abogan por la categorización tipológica, mientras que otros prefieren medidas continuas de rasgos. También hay muchos instrumentos que miden "estilos" (por ejemplo, la atribución, cognición, el duelo y el aprendizaje) y no queda claro en qué sentido estos *estilos* son distintos de los rasgos.[17]

Sin embargo, durante los últimos 30 años ha habido un reencuentro entre los distintos teóricos de la personalidad, que han empezado a darse cuenta de que sus disputas internas no eran fructíferas para su disciplina y que había puntos de encuentro importantes entre sus varios modelos. De este encuentro resultó el modelo dominante de los Cinco Grandes (FFM por sus siglas en inglés). Muchos investigadores han logrado mostrar que varios modelos en realidad son similares, incluso si usan terminologías muy distintas. Por ejemplo, la extraversión también se ha llamado *ambición, predominancia, sociabilidad* y *surgencia,* mientras que la rectitud también se ha llamado *confiabilidad, prudencia, autocontrol* y *voluntad para triunfar.*

Los teóricos de rasgos se juntaron en la década de los noventa para evaluar sus axiomas. Afirmaron que las teorías de rasgos eran explícitas y comprobables con evidencia replicable. McCrae y Costa señalaron que:

1. Los rasgos de personalidad no constituyen resúmenes descriptivos de la conducta, sino que son tendencias que se pueden inferir a partir de los patrones de pensamientos, sentimientos y acciones (y también pueden predecir estos patrones).
2. La evidencia científica de la existencia de rasgos debe ser recabada, en parte, por medio de investigaciones que muestren patrones de covariancia a lo largo del tiempo, entre gemelos y entre culturas (esta covariancia no se puede explicar por medio de influencias pasajeras, respuestas aprendidas o normas culturales).

[17] A. Furnham, *supra,* n. 2.

3. Los patrones de covariancia constituyen explicaciones no circulares porque las observaciones de algunas conductas permiten la predicción de otras conductas que no se han observado aún.
4. Los conceptos psicológicos le dan coherencia conceptual a los patrones covariantes de pensamientos, sentimientos y acciones; el alcance de los buenos conceptos va más allá de indicar sólo las correlaciones conocidas de rasgos.
5. Las explicaciones de rasgos no necesitan ser mecánicas en sí; los mecanismos por los que operan pueden o no ser especificados en la teoría psicológica.
6. Cuando el rasgo individual se evalúa con un método validado, es legítimo usar los hallazgos sobre las manifestaciones del rasgo (aunque pueden ser falibles) para explicar la conducta del individuo.
7. Los rasgos de personalidad son conceptos psicológicos hipotéticos, pero tienen una base biológica.
8. A lo largo del tiempo, los rasgos interactúan con el entorno para producir adaptaciones condicionadas culturalmente y cargadas de significado (como las actitudes, motivos o relaciones).
9. Las conductas específicas ocurren cuando estas adaptaciones características interactúan con la situación inmediata; los rasgos se pueden entonces entender como causas remotas o indirectas de la conducta.[18]

Deary y Matthews[19] sostienen que la teoría del rasgo no sólo está viva, sino que está floreciendo. Ellos subrayan varios "puntos prometedores" en la teoría del rasgo actual. Primero, cada vez hay una mayor aceptación del número, del carácter y de la estabilidad de las dimensiones de la personalidad. Segundo, cada vez se entiende mejor la heredabilidad de los rasgos de la personalidad, y por tanto hay un mayor reconocimiento del papel del entorno. Tercero, cada vez se afina más la investigación que busca elucidar las bases biológicas y sociales de las diferencias entre rasgos. Cuarto, se reconoce la medida en que las diferencias de personalidad predicen cómo serán las vidas de los individuos o se reconoce que actúan como moderadores de la conducta en el marco cognitivo o de salud. Ellos afirman, como muchos lo han hecho antes, dos puntos fundamentales:

1. La causalidad primaria de rasgos: la idea de que la causalidad va en una sola dirección, desde los rasgos hacia las conductas y que, aunque hay cierta retroalimentación, es menos importante.

[18] R. McCrae y P. Costa, "Trait explanation in personality psychology", *European Journal of Personality,* 9, 1995, p. 248.

[19] I. Deary y G. Matthews, "Personality traits are alive and well", *Psychologist,* 6, 1993, pp. 299-300.

2. El *locus* interno de rasgos: la idea de que los rasgos describen las cualidades fundamentales, esenciales y latentes (y no manifiestas) de una persona.

Aunque es inevitable que haya disidentes de la perspectiva de los Cinco Grandes, esta perspectiva ha galvanizado la investigación sobre la personalidad desde la década de los noventa. Además, los investigadores más seguros de esta perspectiva han afirmado que medidas bien hechas de la personalidad pueden predecir la mayoría de los sucesos más importantes de la vida, como la salud física y la mortalidad, el desempeño laboral, las relaciones sociales, resultados educativos y la salud mental. Todos estos "sucesos de vida" tienen importancia adaptativa. Si se puede demostrar que los rasgos de personalidad pueden predecir estos sucesos de vida de forma sistemática, lógica y consistente, entonces la psicología evolucionista podría ofrecer una explicación sucinta, parca y distal de por qué han evolucionado. Dada la ventaja adaptativa de todo lo anterior, no es sorprendente que haya un interés en la teoría evolutiva de la personalidad.

La personalidad y el imperativo evolucionista

Una forma de ordenar las diversas investigaciones sobre la teoría evolutiva de la personalidad es buscar evidencia de selección natural en rasgos de personalidad en áreas específicas. Figueredo y sus colegas[20] identifican dos principales componentes de la aptitud biológica: la supervivencia y la fecundidad; Hogan agrega un tercer componente: el de la adaptación a un grupo y el liderazgo del mismo.[21] Este último se asocia con la acumulación de recursos (riqueza), que tiene una importancia adaptativa obvia. Estos factores, la longevidad, la salud y la acumulación de recursos, podrían ser considerados fundamentales para la adaptación y la supervivencia. Así, si hay correlaciones de la personalidad consistentes con estos factores, eso se puede tomar como evidencia sólida para una psicología evolutiva de la personalidad.

Fecundidad, conductas sexuales, elección de pareja y relaciones

Hay numerosas investigaciones en la psicología social sobre las relaciones personales que estudian las diferencias individuales. Los psicólogos de la personali-

[20] A. Figueredo, J. Sefcek, G. Vasquez *et al., supra,* n. 13.

[21] M. van Vugt, R. Hogan y R. B. Kaiser, "Leadership, followership, and evolution: Some lessons from the past", *American Psychologist,* 63, 2008, pp. 182-196.

dad, por otro lado, han estudiado cuestiones como las correlaciones de rasgos con la experiencia sexual, la satisfacción marital y la estabilidad de las relaciones: todas las anteriores tienen una relación con el número y la salud de los descendientes de un individuo. Recientemente, los psicólogos de la personalidad han mudado su atención a la elección de pareja. Sin embargo, una relación saludable y estable no es necesariamente en sí un predictor confiable de la fecundidad, aunque sí debe tener efectos de mediación y moderación. La clase social, la religión y la psicopatía también pueden ser predictores de la fertilidad.

Figueredo y sus colegas[22] revisaron varios estudios de fertilidad "completada" que se enfocaron tanto en fertilidad como en infertilidad y usaron distintas mediciones de la personalidad. Los resultados no son claros porque la hipótesis más obvia, que afirma que los rasgos "negativos" (como la ansiedad, la depresión y la hipocondría) tienen una relación con el neuroticismo, no siempre se asoció con baja fertilidad e infertilidad. También señalaron varias investigaciones que revisaron las correlaciones de la personalidad con la fertilidad, los resultados mostraron que los "súper rasgos" como la extraversión y el psicoticismo tuvieron una relación con la frecuencia de las relaciones sexuales y la promiscuidad, que sí se pueden usar como indicadores de fertilidad.

Figueredo, Sefcek y Jones sostienen que hay

> dos aproximaciones dominantes en el estudio de la personalidad y la elección de pareja: *1)* el estudio de las preferencias *absolutas* de un rasgo de personalidad por otro, también conocido como preferencias *consensuales* porque se ha observado que son similares en todos los individuos, y *2)* la de las preferencias *relativas* por la personalidad de la pareja romántica sexual en relación con la personalidad propia. Este segundo tipo de preferencia supone la existencia del apareamiento selectivo de acuerdo con la personalidad y tiene dos posibles variables: *1)* el apareamiento selectivo positivo, basado en la supuesta atracción de individuos con personalidades similares (teoría de similitud) y *2)* el apareamiento selectivo negativo o apareamiento antiselectivo, basado en la supuesta atracción entre individuos con personalidades distintas (teoría de la complementariedad).[23]

Las investigaciones que usan el modelo de los Cinco Grandes han descubierto dos cosas: primero, evidencia de apareamiento selectivo positivo de personas que buscan personas similares en términos de personalidad y segundo, que buscan personas con un nivel mayor de rectitud, extraversión y afabilidad, pero menor de neuroticismo.

[22] A. Figueredo, J. Sefcek, G. Vasquez *et al., supra,* n. 13.

[23] A. J. Figueredo, J. A. Sefcek y D. N. Jones, "The ideal romantic partner personality", *Personality and Individual Differences,* 41, 2006, p. 432.

Aún hay investigaciones sobre las correlaciones de rasgos con la actividad sexual. Desde la publicación del libro de Eysenck,[24] muchos investigadores han logrado replicar sus hallazgos. Así, Heaven y sus colegas[25] encontraron una relación entre el neuroticismo y la extraversión y cosas como la curiosidad sexual, el entusiasmo, el nerviosismo y la satisfacción. Después, Heaven y sus colegas[26] hallaron actitudes sexuales, creencias y conductas incorporadas en dos distintas categorías: la ansiedad sexual o el miedo al sexo y la motivación sexual o preocupación. Ellos encontraron que la estabilidad emocional (es decir, bajo neuroticismo), la apertura a la experiencia y extraversión tuvieron una relación con la baja ansiedad sexual y el miedo al sexo. Así, los rasgos de personalidad predicen el interés (así como la experiencia) en la actividad sexual, que se deben relacionar con la fecundidad.

Aunado a esto, hay investigaciones relevantes que se enfocan en el apareamiento selectivo y la selección general de pareja. Las investigaciones sobre apareamiento selectivo han intentado evaluar tres modelos: similitud, disparidad y complementariedad. Estas investigaciones están fragmentadas y muchas presentan hallazgos dudosos; en parte, Glicksohn y Golan explican esto como resultado de que no encontraron evidencia de apareamiento selectivo para los tres factores eysenckianos. Ellos señalan que

> supuestamente, la similitud (y disparidad) se pueden evaluar junto con las dimensiones claves de la personalidad, aunque no está claro: *1)* cómo se debería definir "similitud" (por ejemplo, como una medida de proximidad entre perfiles o como un grado de correlación de rasgos clave), y *2)* en qué nivel de la jerarquía de personalidad se debería evaluar esto (por ejemplo, al nivel de los súper rasgos de la extraversión, psicoticismo y neuroticismo o al nivel de rasgos de sociabilidad, impulsividad, búsqueda de sensaciones, etcétera).[27]

Las investigaciones sobre la selección de pareja sugieren que hay diferencias en cuanto a lo que los hombres y las mujeres buscan en una pareja (de largo y corto plazo) y que varios factores además de la personalidad parecen ser importantes (por ejemplo, la salud, la riqueza, las habilidades). Barret, Dunbar y Lycett[28] sugieren que las mujeres heterosexuales buscan la riqueza y el estatus así como

[24] H. J. Eysenck, *Sex and personality,* Open Books, Londres, 1976.

[25] P. C. Heaven, J. Fitzpatrick, F. L. Craig *et al.,* "Five personality factors and sex: Preliminary findings", *Personality and Individual Differences,* 28, 2000, pp. 1133-1141.

[26] P. C. Heaven *et al.,* "Personality and sex", *Personality and Individual Differences,* 35, 2003, pp. 411-419.

[27] J. Glicksohn y H. Golan, "Personality, cognitive style and assortative mating", *Personality and Individual Differences,* 30, 2001, p. 1200.

[28] L. Barrett, R. Dunbar y J. Lycett, *Human evolutionary psychology,* Palgrave, Basingstoke, 2002.

la disposición del hombre de invertir tiempo y esfuerzo en la relación. Las mujeres también buscan consistentemente aptitud física y habilidades sociales; los hombres tienden a buscar el atractivo físico más allá de cualquier otra característica. Todosijevic, Ljubinkovic y Arancil[29] encontraron que los rasgos más deseables, tanto para hombres como para mujeres, son la sinceridad, la fidelidad, la ternura, la confiabilidad y la capacidad de comunicarse. Esto sugiere que los rasgos más deseables son la rectitud y la afabilidad.

Recientemente, Furnham[30] hizo que sus participantes se describieran a sí mismos y a su pareja ideal en sus propias palabras; también les pidió que ordenaran 14 características en términos de su atractivo en cinco clasificaciones (habilidad, personalidad, físico, social y valores), y por último que hicieran un examen de los Cinco Grandes rasgos de personalidad. Las mujeres le dieron una calificación más alta a la inteligencia, la estabilidad, la Rectitud, la altura, la educación, las habilidades sociales y a la compatibilidad política-religiosa que los hombres; éstos le dieron una calificación más alta al atractivo físico que las mujeres. Se generó evidencia que respalda la hipótesis de las personalidades afines como atractivas: la calificación de rasgos de los participantes en cada uno de los Cinco Grandes predijo cuál sería el rasgo deseado en una pareja. Este efecto fue muy fuerte en el caso de la extraversión y la rectitud y siembra dudas sobre la idea de Jung de que los opuestos se atraen.

Sin embargo, Furnham[31] señaló una limitación de esas investigaciones sobre la elección de pareja. Investigaciones que usan fotografías y otros "modelos vivos" sugieren que los pequeños indicadores visuales tienen un efecto subconsciente poderoso en las calificaciones de atractivo.

> Así, es posible que los resultados en esta área dependan mucho de la metodología porque la gente puede reaccionar a señales físicas más poderosas que rara vez mencionan o de las que tal vez ni siquiera están conscientes. Quizá es posible evaluar el poder relativo de distintos factores experimentalmente al variar señales físicas y descripciones verbales para observar si la selección de pareja está basada en mayor medida en señales físicas sutiles que indican buena salud que en mediciones sociológicas del estatus o la riqueza. También podría significar que la metodología de cuestionarios puede resultar en hallazgos engañosos en el sentido de que no representan cómo las personas se comportan cuando se les presentan las señales visuales.[32]

[29] B. Todosijevic, S. Ljubinkovic y A. Arancil, "Mate selection criteria: A trait desirability assessment of sex differences in Serbia", *Evolutionary Psychology*, 1, 2003, pp. 116-126.

[30] A. Furnham, "Sex differences in mate selection preferences", *Personality and Individual Differences*, 47, 2009, pp. 262-267.

[31] *Idem.*

[32] *Ibid.*, p. 266.

Aunque los rasgos de personalidad pueden predecir el tipo de persona que a alguien le parece atractiva y la probabilidad de establecer una relación sexual satisfactoria, una pregunta de igual importancia es si la personalidad predice la estabilidad de las relaciones, que es relevante para la reproducción. También hay investigaciones desde hace mucho tiempo enfocadas en la personalidad y la satisfacción de la relación[33] que remiten a los primeros trabajos de Terman[34] sobre la felicidad marital. Este trabajo muestra que, de los factores de personalidad involucrados en la satisfacción de la relación, el neuroticismo (emocionalidad negativa) es el predictor más fuerte. También hay investigaciones sobre la personalidad y la interacción y la satisfacción marital.[35] Estas últimas investigaciones tienden a no "incluir" al neuroticismo, la afabilidad y la rectitud en la interacción y la estabilidad marital.

En un ejemplo de estas investigaciones, Donnellan, Conger y Bryant[36] estudiaron los Cinco Grandes rasgos de la personalidad y a los matrimonios duraderos por medio de autoinformes y observaciones en 400 parejas. Los resultados mostraron que el neuroticismo tuvo una relación positiva con la interacción negativa diaria y tuvo una relación negativa con las evaluaciones globales del matrimonio, mientras que la afabilidad tuvo un patrón totalmente opuesto. Es interesante que la apertura a la experiencia tuviera una relación negativa con los informes de los observadores de la interacción negativa. La rectitud no fue un correlacionador importante. El éxito de los matrimonios también está mediado por procesos como la división de labores igualitaria en el hogar y por la reducción de conductas problemáticas como el abuso de drogas o alcohol.

En resumen, las investigaciones sobre correlaciones de rasgos y conductas sexuales, selección de pareja, estabilidad y satisfacción en las relaciones muestra que el neuroticismo consistentemente tiene una relación con estos factores. Las personas extravertidas y afables son las más populares como parejas y tienen mejores relaciones de largo plazo.

[33] R. W. Robins, A. Caspi y T. E. Moffitt, "Two personalities, one relationship: Both partners' personality traits shape the quality of their relationship", *Journal of Personality and Social Psychology*, 79, 2000, pp. 251-259; R. W. Robins, A. Caspi y T. E. Moffitt, "It's not just who you're with, it's who you are: Personality and relationship experiences across multiple relationships", *Journal of Personality*, 70, 2002, pp. 925-964.

[34] L. M. Terman, *Psychological factors in marital happiness,* McGraw Hill, Nueva York, 1938.

[35] J. M. Gottman, *What predicts divorce? The relationship between marital processes and marital outcomes,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillside, Nueva Jersey, 1994; J. M. Gottman, "Psychology and the study of the marital processes", *Annual Review of Psychology,* 49, 1998, pp. 169-197.

[36] M. B. Donnellan, R. D. Conger y C. M. Bryant, "The Big Five and enduring marriages", *Journal of Research in Personality*, 38, 2004, pp. 481-504.

Personalidad, salud y longevidad

El interés en la salud de los psicólogos de la personalidad data de hace más de 100 años. Las preguntas centrales siempre han sido tres: *1)* ¿qué rasgos de la personalidad predicen o se relacionan con beneficios para la salud y conductas saludables?, *2)* ¿cómo funciona el proceso (es decir, cuáles son las dinámicas de los mecanismos)? y *3)* ¿qué otros moderadores o factores son importantes? La "variable dependiente" de la salud ha incluido la salud física (crónica y aguda), salud mental e informes de salud. Además de la relación entre la personalidad y la salud general, las investigaciones han hecho hincapié en la relación entre la personalidad y el cáncer, la enfermedad coronaria del corazón, la longevidad y el estrés. El tema central ha sido que la personalidad tiene una relación con la salud porque los rasgos de la personalidad tienen una relación, sistemática y predecible, con el estilo de vida (la dieta, los hábitos personales), la toma de riesgos, la vulnerabilidad a las enfermedades, atribuciones causales, reacción al estrés y la búsqueda de recursos.

No obstante, aparecen al menos cuatro distintos modelos en la bibliografía. El primero es el más simple: los rasgos de personalidad que se basan en diferencias biológicas tienen distintos efectos en la salud. El segundo es que los mismos procesos biológicos y factores determinantes (genes, hormonas) que sustentan los rasgos, sustentan también los resultados de salud. El tercero es que los rasgos determinan conductas como el abuso de sustancias, el ejercicio, etc., que tienen resultados de salud muy específicos. El cuarto invierte el proceso y sugiere que varias enfermedades provocan cambios en la personalidad. Friedman señala que, aunque hay numerosas investigaciones bien documentadas sobre el vínculo entre personalidad y enfermedad, "las relaciones causales muchas veces son más complejas de lo que se pensó originalmente. Podrían operar múltiples patrones casuales de manera simultánea conforme el individuo transita cierta ruta idiosincrática a lo largo de su vida".[37]

Furnham y Heaven[38] hicieron un recuento de las investigaciones sobre la relación entre la personalidad y la salud. Ellos hallaron formas muy distintas de abordar el tema: el enfoque específico donde se entiende que ciertos rasgos tienen relación con varias enfermedades (hipertensión, asma) y el enfoque más general, donde se entiende que los factores de la personalidad facilitan, inhiben o median la influencia de factores causales en la salud. Recuentos de áreas específicas, como la relación entre la personalidad y la enfermedad coronaria del corazón y el cáncer, incorporan muchas investigaciones con rasgos que no son los

[37] H. S. Friedman, "The multiple linkages of personality and disease", *Brain, Behavior, and Immunity*, 22, 2008, p. 668.

[38] A. Furnham y P. Heaven, *Personality and social behaviour,* Arnold, Londres, 1998.

Cinco Grandes, como las distinciones de tipo A o B, así como las personalidades "propensas a la enfermedad", que tienen un vínculo con enfermedades particulares. Hay también muchas investigaciones sobre variables de diferencia individual sociocognitiva, como el estilo de atribución, el locus de control y las formas en que los individuos lidian con los problemas y pérdidas, que vinculan estos factores con resultados de salud específicos. Sin embargo, Furnham y Heaven señalan que la evidencia sí vinculó lógicamente a los Cinco Grandes con la salud: el neuroticismo con la ansiedad y la depresión; la extraversión con las enfermedades sociales; la apertura con actividades riesgosas; y la rectitud con muchas formas de conductas de bienestar.

Desde el año 2000 se han realizado numerosas investigaciones a grande y pequeña escala que vinculan las variables de personalidad con distintos resultados de salud. Por consiguiente, Korotkov y Hannah[39] examinaron la medida en que los Cinco Grandes rasgos de la personalidad podían predecir el estatus de salud, el "papel del enfermo" y la conducta ante la enfermedad. Ellos encontraron que los cinco factores se relacionaron independientemente (y no interactivamente) con los estados de salud y la relación fue más fuerte con medidas subjetivas de salud. Hong y Paunonen[40] estudiaron a los Cinco Grandes como predictores del consumo de alcohol y tabaco y de la tendencia a manejar a exceso de velocidad en más de mil estudiantes de universidad. Encontraron que la rectitud y afabilidad bajas tienen una relación con estas conductas peligrosas; la extraversión se relacionó con el uso de alcohol.

Entonces, si la personalidad predice cómo serán la salud crónica y aguda y las enfermedades de un individuo, también tiene una relación con la longevidad. A pesar de las dificultades inherentes de este tipo de investigaciones, se han realizado varias pruebas que han examinado la posibilidad de la relación entre la personalidad y la salud. Por ejemplo, Friedman y sus colegas[41] realizaron un estudio longitudinal con información de siete décadas para trazar el impacto de la personalidad en la longevidad en más de mil adultos estadunidenses. Encontraron información que confirma la hipótesis; pero también encontraron información que la refuta. Había clara evidencia de que la rectitud en la infancia predice la supervivencia en la adultez, pero la alegría y el optimismo no. Así, aunque la rectitud tiene una relación débil con la elección de pareja y las relacio-

[39] D. Korotkov y T. E. Hannah, "The five-factor model of personality: Strengths and limitations in predicting health status, sick-role and illness behaviour", *Personality and Individual Differences,* 36, 2004, pp. 187-199.

[40] R. Hong y S. Paunonen, "Personality traits and health-risk behaviours in university students", *European Journal of Personality,* en producción.

[41] H. S. Friedman, J. S. Tucker, C. Tomlinson-Keasey *et al.,* "Does childhood personality predict longevity?", *Journal of Personality and Social Psychology,* 65, 1993, pp. 176-185.

nes, al parecer la rectitud es, junto con el neuroticismo, el rasgo de los Cinco Grandes con la relación más evidente con la salud física y la longevidad.

Personalidad, éxito laboral y adquisición de recursos

La supervivencia está en parte relacionada con la adquisición de recursos. Muchas investigaciones sobre la selección de pareja han indicado que la riqueza de un hombre es una de las características más atractivas para las mujeres. Aunque el estudio de la personalidad y el éxito laboral floreció desde el final del siglo pasado,[42] no fue sino hasta la primera década del XXI que los psicólogos ocupacionales y de negocios tomaron una perspectiva evolucionista. Por ejemplo, Saad y Gill[43] estudiaron la psicología evolucionista del *marketing*, mientras que Van Vugt, Hogan y Kaiser[44] examinaron la psicología evolucionista del liderazgo.

Gelissen y Graaf[45] estudiaron las correlaciones de la personalidad con la obtención de ingresos y las transiciones ocupacionales en casi 4 000 adultos neerlandeses. Encontraron que la extraversión tenía una relación positiva con la remuneración, pero sólo para los hombres; la estabilidad emocional tuvo una relación positiva con la remuneración para ambos sexos; la afabilidad no tuvo ninguna relación con las carreras profesionales de los individuos; la rectitud tuvo una relación negativa con el crecimiento laboral de las mujeres, y la apertura a la experiencia tuvo una relación negativa con el ingreso, pero sólo para los hombres. Estos resultados concordaron con hallazgos anteriores, pero las relaciones fueron débiles. En una muestra más pequeña de Singapur,[46] los cinco factores tuvieron una correlación con la satisfacción laboral: la extraversión y el neuroticismo tuvieron las correlaciones más fuertes. El neuroticismo tuvo una relación negativa con el número de ascensos, pero la correlación con la afabilidad fue positiva.

Se han realizado varios estudios del vínculo entre la personalidad y el éxito laboral. Seibert y Kraimer[47] encontraron que la extraversión tenía una relación positiva con el nivel de salario, con los ascensos y la satisfacción laboral; el neu-

[42] J. Boudreau, W. R. Boswell y T. A. Judge, "Effects of personality on executive career success in the United States and Europe", *Journal of Vocational Behaviour,* 58, 2001, pp. 53-81.

[43] G. Saad y T. Gill, "Application of evolutionary psychology in marketing", *Psychology and Marketing,* 17, 2000, pp. 1005-1034.

[44] M. van Vugt, R. Hogan y R. B. Kaiser, *supra,* n. 21.

[45] J. Gelissen y P. M. de Graaf, "Personality, social background, and occupational career success", *Social Science Research,* 35, 2006, pp. 702-726.

[46] P. Wu, M. Foo y D. B. Turban, "The role of personality in relationship closeness, developer assistance, and career success", *Journal of Vocational Behaviour,* 73, 2008, pp. 440-448.

[47] S. E. Seibert y M. L. Kraimer, "The five-factor model of personality and career success", *Journal of Vocational Behaviour,* 58, 2001, pp. 1-21.

roticismo y la afabilidad tenían una relación negativa con la satisfacción laboral, y la apertura a la experiencia tenía una relación negativa con el nivel de salario. La rectitud, sorprendentemente, no mostró una relación cercana con muchos factores, excepto la satisfacción laboral. Atribuyeron la importancia de la extraversión a la facilidad de trato con la gente y habilidades asociadas con extravertidos. Estos autores también señalan que,

> aunque la cantidad de varianza explicada por las variables de personalidad fue pequeña, era considerada significativa para los individuos involucrados. Por ejemplo, una desviación estándar de la escala de extraversión se asoció con un incremento de $5 706 en el salario anual y un incremento en la desviación estándar en la escala de apertura a la experiencia se asoció con una disminución de $5 256 en el salario anual, después de controlar otras variables incluidas en el modelo.[48]

Boudreau, Boswell y Judge también examinaron los efectos de los rasgos de la personalidad en el éxito laboral de ejecutivos en los Estados Unidos y Europa. Encontraron respaldo para algunos hallazgos anteriores: la extraversión tuvo una relación positiva y el neuroticismo una relación negativa con el éxito laboral intrínseco. Sin embargo, la afabilidad tuvo una relación negativa con el éxito extrínseco y la rectitud no tuvo relación con el éxito extrínseco, pero sí tuvo una relación negativa con el éxito intrínseco. La tendencia de su trabajo fue respaldar el modelo que habían propuesto.[49] En resumen, los psicólogos organizacionales han demostrado correlaciones entre los rasgos de la personalidad y el éxito laboral, los ascensos y, consecuentemente, los salarios. Esto sugiere que ciertos rasgos tienen una relación con la adquisición y retención de recursos materiales, lo cual tiene una relación con el éxito de apareamiento y el valor como pareja.

Un análisis del costo-beneficio de los Cinco Grandes

Cabe señalar que algunos psicólogos evolucionistas importantes han indicado que la evolución seguramente generó poca variación sistemática en los rasgos de personalidad. Tooby y Cosmides[50] afirman que la selección natural es esencialmente un procedimiento de "separar el grano de la paja" en el que se remueven todos los individuos con la excepción de los más aptos. Nettle[51] señala que la

[48] *Ibid.,* p. 15.

[49] Véase figura VIII.1.

[50] J. Tooby y L. Cosmides, "On the universality of human nature and the uniqueness of the individual", *Journal of Personality,* 58, 1990, pp. 17-67.

[51] D. Nettle, *supra,* n. 1.

Figura viii.1. *La relación entre los rasgos de la personalidad y el éxito laboral.*

evidencia que proviene de la genética confirma la alta heredabilidad de rasgos y habilidades que tienen una relación demostrable con el éxito reproductivo. El alto coeficiente de heredabilidad significa, por definición, que hay una abundante variación genética en la población. La tarea evolucionista, por tanto, es tratar de explicar convincentemente la adaptabilidad de ciertos rasgos, particularmente cuando son rasgos extremos.

Las investigaciones que intentan vincular la psicología evolucionista con la diferencial empezaron con el trabajo de Buss[52] sobre la importancia funcional de la diferencia individual. Otros teóricos importantes de la personalidad, como Hogan,[53] siempre han reconocido e incorporado ideas evolucionistas como muestran sus conceptos *esmerarse por llevarse bien* y *esmerarse por progresar.* Él afirma que la tarea primordial de los animales sociales es tanto ser aceptados por el grupo como convertirse en los líderes del mismo. Además, Hogan siempre ha hecho hincapié en las replicaciones o la "perspectiva del observador": la importancia de que la información personal sea visible para otros de tal forma que se aprecie qué tan "apto" es uno.

Buss[54] sostiene que la selección natural ha resultado en distintos mecanismos de detección que nos permiten evaluar las diferencias individuales cruciales en los demás. Estos mecanismos incluyen la búsqueda de una pareja o de un lí-

[52] D. M. Buss, *supra,* n. 1.

[53] R. Hogan, "A socioanalytic perspective on the five-factor model", en J. Wiggins (ed.), *The five factor model of personality,* Guilford, Nueva York, 1996, pp. 163-179.

[54] D. M. Buss, *supra,* n. 1; D. Buss, "Social adaptation and five major factors of personality", en J. Wiggins (ed.), *The five-factor model of personality,* Guilford, Nueva York, 1996, pp. 180-207.

der, cómo y con quién cooperar o competir. Así, aquellos individuos con afabilidad y rectitud altos deberían ser buenos aliados, mientras que aquellos bajos en esos dos rasgos son posibles adversarios. Buss también afirma que el autoconocimiento de rasgos y preferencias inevitablemente resulta en la capacidad de tomar mejores decisiones. Así, los extravertidos tienen éxito en los grupos gracias a su sociabilidad, mientras que la gente recta es exitosa al ser fiable y leal.

Además, MacDonald investiga la idea de que "las diferencias individuales en las características psicológicas humanas son evolucionarias, significativas y tienen un vínculo con mecanismos que evalúan el valor de los recursos de la diversidad intraespecífica genética y fenotípica".[55] MacDonald afirma que una sólida teoría evolucionista plantea que las diferencias individuales ocurren para resolver procesos adaptativos específicos. La teoría propone la universalidad de los mecanismos neurofisiológicos que subyacen en la variación. Además, los rasgos extremos en el rango normal pueden ser maladaptativos e indicar el uso de estrategias de alto riesgo (esto es la *hipótesis del espectro* que se analiza más adelante). MacDonald[56] se propuso ilustrar sus ideas por medio del análisis de rasgos asociados con la extraversión/la búsqueda de sensaciones/el dominio o susceptibilidad a la recompensa. Es interesante darse cuenta de que lo anterior contiene un problema desde su planteamiento ya que estos conceptos, aunque relacionados, claramente no son lo mismo. Algunos pueden afirmar que la búsqueda de sensaciones es realmente sólo una dimensión de la extraversión, mientras que la *susceptibilidad a la recompensa* de Gray incorpora importantes facetas de la estabilidad emocional. Sin embargo, es probable que haya sido Nettle[57] quien intentó hacer una descripción completa y sucinta de los beneficios y costos de incrementar los niveles de los Cinco Grandes. Su argumento se describe en las siguientes secciones.

Extraversión

Los extravertidos son más sociables, buscan sensaciones y tienen mayor apoyo social. Su actitud, su interés y su experiencia del sexo significa que tienden a tener más parejas sexuales, más "éxito reproductivo" y más descendientes. Sin embargo, también significa que tienen una tendencia mayor a ser infieles;[58] lo que sugiere que sus hijos tienen una mayor posibilidad de estar expuestos a pa-

[55] K. MacDonald, "A perspective on Darwinian psychology", *Ethology and Sociobiology,* 12, 1991, p. 449.

[56] K. MacDonald, "Evolution, culture and the five factor model", *Journal of Cross-Cultural Psychology,* 29, 1998, pp. 119-145.

[57] D. Nettle, *supra,* n. 1.

[58] D. Nettle, "An evolutionary approach to the extraversion continuum", *Evolution and Human Behaviour,* 26, 2005, pp. 363-373.

drastros o madrastras, lo cual es un factor de riesgo establecido en su desarrollo. Ellos tienden también a ser más activos y a explorar y, por lo tanto, es más probable que sufran accidentes. Su búsqueda de sensaciones y toma de riesgos, en particular si se combina con otros rasgos como el neuroticismo y el psicoticismo, significan que tienen una alta posibilidad de verse involucrados en conductas antisociales y criminales. Los introvertidos son menos sociables pero más seguros; corren el peligro de no encontrar parejas y redes de apoyo social, pero tienen un estilo de vida más seguro, que es mejor para la crianza de los hijos.

Neuroticismo

Los neuróticos son propensos a ser ansiosos, depresivos, agobiados por la culpa, fóbicos y enfermizos. Es menos probable que tengan relaciones personales y trabajos duraderos y satisfactorios. Por lo tanto, sigue siendo problemático encontrarle beneficios a ser desequilibrado.[59] Unos beneficios de este rasgo, señalados por Nettle,[60] son la cautela y la aversión a tomar riesgos. Los neuróticos están muy conscientes de los cambios sociales sutiles (y posiblemente amenazantes), lo cual puede ser un fuerte mecanismo de supervivencia en ciertos entornos. Además, cuando se combina con otros factores como la inteligencia y la rectitud, el neuroticismo (en niveles óptimos) puede actuar como una fuente eficiente de éxito y competitividad.[61] Por otro lado, aquellos individuos con neuroticismo bajo, que se pueden calificar como *estables* o *equilibrados,* tienen algunas desventajas. Pueden ser demasiado confiados y deseosos de evitar peligros sociales o físicos; pueden tener un bajo rendimiento o esforzarse poco porque tienen miedo de fracasar. También pueden ser socialmente insensibles a las ansiedades y preocupaciones de las personas a su alrededor y, por tanto, tienen una red de apoyo social limitada.

Apertura a la experiencia

La apertura a la experiencia tiene una relación estrecha con la creatividad y la complejidad cognitiva. También está asociada con la inteligencia y la "vida de la mente": los individuos abiertos se sienten atraídos por lo inusual y lo poco convencional. La apertura es un buen predictor del éxito artístico y científico y

[59] G. Claridge y C. Davis, "What's the use of neuroticism?", *Personality and Individual Differences,* 31, 2001, pp. 383-400.

[60] D. Nettle, *supra,* n. 1.

[61] A. Furnham, *supra,* n. 2.

de la innovación.[62] Sin embargo, también se asocia con la esquizofrenia y la esquizotimia, con las crisis mentales y con malas relaciones personales. La peor faceta del pensamiento innovador son los delirios y las ideas supernaturales o paranormales. Los individuos creativos, cuando son emocionalmente estables y particularmente en las artes, resultan extremadamente atractivos para los demás y, por tanto, tienen muchas parejas y una gran red de relaciones. Sin embargo, aquellos con creencias "extrañas" pueden fácilmente describirse como "locos" y son rechazados por la sociedad. Aunque en todos los rasgos de la personalidad es la situación social lo que realmente determina cuál es la ventaja adaptativa del rasgo, esto es especialmente cierto en el caso de la apertura a la experiencia.

Afabilidad

La gente afable es empática, confiada y bondadosa. La gente los aprecia, los respeta y los valora como amigos. No les gustan los conflictos e intentan crear armonía. El rasgo es valioso; ser sensible (emocionalmente inteligente) al estado de ánimo de los demás es claramente ventajoso. Sin embargo, ser demasiado confiado, en particular al interactuar con individuos antisociales, podría ser contraproducente. Ser demasiado atento a las necesidades de los demás en lugar de a las propias también debe ser menos adaptativo. La gente afable puede ser fácil de explotar y no siempre reafirman sus derechos. De forma paradójica, la gente que no es sentimental, que es crítica y escéptica, muchas veces tiene mayor éxito profesional y laboral que aquellos con calificaciones altas de afabilidad.

Rectitud

Los individuos rectos son trabajadores, responsables y ordenados. Muestran autocontrol y tienden a ser morales. Buscan y siguen los buenos consejos —como los que provienen de doctores— y por lo tanto viven más. Pueden buscar el éxito y ser muy diligentes. No nos sorprende que este rasgo sea uno de los indicadores más claros del éxito académico y profesional. Si se acompaña con habilidad cognitiva e inteligencia social, es un indicador muy importante del éxito adaptativo. La gente recta planea su futuro y comúnmente trabaja de manera constante para lograr metas a largo plazo. Sin embargo, al enfocarse en sólo algunos proyectos en particular, sienten antipatía por muchos tipos de oportunidades que a veces desaprovechan. La mayor desventaja de una rectitud alta se asocia con el

[62] *Idem.*

perfeccionismo, la rigidez y el dogmatismo social. La rectitud también se puede pensar como una reacción a la poca habilidad en situaciones competitivas. Es decir, los estudiantes aprenden a ser competitivos. Así, la rectitud no se asocia con lo que en los negocios llaman *hacer lo correcto,* sino que se asocia con "hacer lo correcto del modo adecuado"; este rasgo pocas veces se relaciona con la creatividad. Empero, las personas inteligentes, abiertas y rectas pueden convertirse en empresarios exitosos.

Nettle[63] resumió sus ideas en un cuadro: el cuadro VIII.1 ofrece una adaptación y extensión de la original. Nettle indica que su explicación de los rasgos como intercambios evolutivos *(trade-offs)* puede ser útil en parte porque ayuda a generar ideas. Por ejemplo, el neuroticismo puede facilitar el desempeño en ciertas tareas perceptuales; la gente muy abierta puede ser particularmente acogida o marginada; la gente recta es lenta al responder a cambios en sus entornos, o la gente afable muchas veces cae presa de individuos abusivos. Nettle defiende que su marco teórico no busca explicar el pasado, sino generar "predicciones sobre las consecuencias de la variación en el presente".[64]

En las últimas décadas, varios investigadores han propuesto que podría ser significativo considerar no un modelo de cinco factores, sino uno de dos factores o incluso un factor general de la personalidad. Rushton[65] sostiene, desde una perspectiva evolucionista, que una serie de rasgos evolucionó esencialmente para enfrentar los riesgos de la vida (el crecimiento, la reproducción y la supervivencia). Él señala que los distintos rasgos covariaron con el altruismo, los estilos de cariño o apego, la fecundidad, el crecimiento, la inteligencia y las cualidades reproductivas. Rushton, Bons y Hur[66] relacionan su teoría evolutiva *r-K* con la afirmación de Musek[67] del factor general de la personalidad. Afirman que este factor general, único y fundamental de la personalidad tiene una relación lógica con toda conducta, desde la longevidad y la culpabilidad sexual hasta la conducta criminal autorreportada. La personalidad, sostienen, está inserta en nuestro legado evolutivo y neurológico: la personalidad surgió de la necesidad de conferir aptitud a través del entorno físico y social.

Este factor general tiene un polo positivo y otro negativo: los privilegiados y los discapacitados. Rushton y sus colegas[68] proponen que el polo positivo está asociado con la inteligencia emocional y el negativo con los trastornos de personalidad. Sin embargo, aunque son cautelosos al sugerir que su factor único es

[63] D. Nettle, *supra,* n. 1.
[64] *Ibid.,* p. 629.
[65] J. Rushton, *supra,* n. 15.
[66] J. Rushton, T. Bons y Y-M Hur, *supra,* n. 6.
[67] J. Musek, "A general factor of personality", *Journal of Research in Personality,* 41, 2007, pp. 1213-1233.
[68] J. Rushton, T. Bons y Y-M Hur, *supra,* n. 6.

Cuadro viii.1. *Ejemplos de adjetivos, elementos ordenados por metodología Q, costos y beneficios que definen los cinco factores de la personalidad*

	Factores definidores			
Factor	*Adjetivos*	*Elementos ordenados por metodología Q*	*Beneficios positivos*	*Costos negativos*
Extraversión	Activo Asertivo Energético Entusiasta Comunicativo Locuaz	Locuaz Hábil al jugar y humoroso Rápido ritmo de vida Expresivo facial y gestualmente Conducta asertiva Sociable	Grandes redes sociales Éxito de apareamiento y en sus relaciones Explora distintas oportunidades Es feliz	Accidentes y toma de riesgos Impulsividad y poca capacidad para tomar decisiones Inestabilidad en sus relaciones
Neuroticismo	Ansioso Autocompasivo Tenso Quisquilloso Inestable Preocupado	Susceptible Defensas endebles de su ego Autodestructivo Ansioso Preocupado por encajar Temperamental	Muy atento de su entorno Busca el éxito Sensibilidad emocional Competitividad	Mala salud mental Susceptible al estrés Mala salud física
Apertura	Artístico Curioso Imaginativo Perspicaz Original Intereses múltiples	Intereses múltiples Introspectivo Procesos mentales inusuales Valora la inteligencia Juzga en términos poco convencionales Reacciona a lo estético	Atractivo social Creatividad Flexibilidad Busca el cambio	Enfermedad mental Exclusión social Sistemas de creencia y estilos de vida extraños
Afabilidad	Agradecido Indulgente Generoso Bondadoso Compasivo Confiado	No es crítico o escéptico Tiende a ceder Compasivo y considerado Provoca aprecio Acogedor y solidario Confiado	Conciencia psicológica Redes sociales Relaciones sólidas Valorado entre los miembros de sus grupos	Vulnerable a la explotación y el abuso Incapacidad de maximizar ventajas personales Evita demasiado los conflictos No es asertivo
Rectitud	Eficiente Organizado Capaz de planear Confiable Responsable Meticuloso	Confiable y responsable Productivo Capaz de retardar el placer No es autoindulgente Ético Alto nivel de aspiración	Planeación a largo plazo Longevidad Buen ciudadano Confiable Un miembro responsable en equipos	Obsesivo y perfeccionista Rígido, inflexible Lento para responder

útil para entender la conducta social, afirman con seguridad que este y todos los rasgos de la personalidad resultan de la competencia social y las dinámicas reproductivas que dirigen la evolución humana. "En un mundo competitivo siempre hay recompensas (personales y profesionales) para las personas más eficientes: aquellos que son más equilibrados, afables, amigables, confiables y abiertos."[69]

Lo que resulta muy interesante desde una perspectiva evolucionista es entender cómo los neuróticos o la gente antipática atraen parejas o tiene éxitos laborales. Nettle señala que "un problema que significa un reto más grande, entonces, es encontrar beneficios compensadores para el neuroticismo",[70] dado que es un buen predictor del fracaso en las relaciones y del aislamiento. ¿Qué tal un análisis al nivel de los hechos? Los neuróticos son propensos a la ansiedad, la depresión, las fobias y la hipocondría. De hecho, el diagnóstico del neuroticismo se ha criticado porque es demasiado vago y abarca demasiados síntomas. ¿Cuáles son los beneficios de la conducta pasivo agresiva, del trastorno límite de la personalidad o del trastorno esquizoide de la personalidad? Analizaremos esto más adelante.

Existe la posibilidad de que haya un nicho reproductivo para personas muy introvertidas o neuróticas. Asimismo, puede ser que la gente muy abierta, poco recta y creativa puede tener una función evolutiva para el grupo aunque tengan vidas bastante infelices. Sin embargo, puede ser demasiado prematuro hacer un juicio. La vinculación de la psicología de la personalidad y la evolucionista es aún joven. Es posible que la psicología de la personalidad genere hipótesis interesantes e importantes que la psicología evolucionista pueda evaluar de forma empírica.

Autoritarismo

Sumado a los Cinco Grandes, hay numerosos factores que varían de un individuo a otro; algunos tienen que ver con lo social y otros con lo cognitivo. Un factor ampliamente estudiado en el campo, el autoritarismo, ha recibido explicaciones evolucionistas. Se ha descrito como un rasgo o síndrome caracterizado por creencias conservadoras, intolerancia social y actitudinal, un funcionamiento cognitivo rígido y ansiedad y hostilidad reprimidas. El autoritarismo se vincula con muchos otros conceptos psicológicos, como el conservadurismo, el dogmatismo y la distanciación social.

Las personas autoritarias, bajas en afabilidad y apertura, altas en rectitud, son supuestamente etnocéntricas y xenófobas porque entienden al mundo como

[69] *Ibid.,* p. 1183.
[70] D. Nettle, *supra,* n. 1, p. 26.

un lugar peligroso. Hastings y Shaffer[71] proponen una interesante explicación evolucionista para el autoritarismo. Las personas autoritarias pueden percibir amenazas interpersonales con facilidad; esto puede ser muy adaptativo. Los tres componentes fundamentales del rasgo: la sumisión ante la autoridad, el convencionalismo en las normas y la agresión hacia los miembros de otros grupos, se podrían entender como adaptativos porque podrían mejorar la selección de parentesco y mejorar la formación de coaliciones:

> Cuando una persona percibe una amenaza, incrementa la intensidad de su nivel de identificación del grupo al que pertenecen los individuos. Así, al enfrentarse a una amenaza, el individuo autoritario usa a su grupo como un "refugio seguro" donde los recursos se juntan en un esfuerzo colectivo para prevenir el daño que puedan causar otros. Las personas autoritarias buscan a sus "parientes" cuando los necesitan. La cohesión social dentro del grupo facilita la cooperación mutua e incrementa la posibilidad de que el individuo pueda alcanzar sus objetivos y metas.[72]

Además, Hastings y Schaffer afirman que el autoritarismo es adaptativo para el intercambio social y el altruismo recíproco. Es decir, las personas autoritarias buscan a personas que les puedan ayudar en los momentos en que lo necesiten: buscan a otras personas con sistemas de creencias similares y los ayudan. A su vez, ellos reciben la ayuda de otros, en particular aquéllos en grupos religiosos. Las personas autoritarias son buenas para mantener y preservar las relaciones grupales, lo cual da "la apariencia de una ganancia positiva que requiere una inversión mínima".[73] Las personas autoritarias, en particular cuando se sienten amenazadas, invierten energía, tiempo y dinero en sus "compañeros de creencias" con la esperanza y la seguridad de que recibirán recompensas y serán protegidos de amenazas. Dentro de su grupo son cooperativos y buscan la armonía y la concordia.

También se ha afirmado que las jerarquías facilitan el esfuerzo cooperativo cuando se trabaja hacia un objetivo común. Estas jerarquías, fundamentales para las creencias autoritarias, se pueden pensar como saludables y adaptativas porque aseguran la coordinación en los grupos. Por consiguiente, Hastings y Schaffer señalan que el autoritarismo tiene ventajas y desventajas que resultan de la percepción fundamental de las amenazas: las personas autoritarias bajo condiciones amenazantes procesan tal información usando mecanismos evolucionados psicológicamente como el intercambio social y la creación de coaliciones.

[71] B. Hastings y B. Shaffer, "Authoritarianism: The role of threat, evolutionary psychology and the will to power", *Theory and Psychology*, 18, 2008, pp. 423-440.

[72] *Ibid.*, p. 429.

[73] *Ibid.*, p. 430.

Además, las personas autoritarias son propensas a rendirse ante una autoridad, a adherirse a normas convencionales y a promover la cohesión de los grupos. Estas tendencias características de los individuos autoritarios, a su vez, promueven la supervivencia al propiciar el uso de la acción colectiva y la compartición de recursos.

Habilidad e inteligencia

Varios psicólogos han tenido una entusiasta respuesta ante las explicaciones evolutivas que tratan de comprender las diferencias de inteligencia en los grupos, en particular las diferencias en cuanto a sexo y raza. Las explicaciones de estos psicólogos son similares, aunque su enfoque ha sido ligeramente distinto y sus explicaciones evolucionistas han sido razonablemente ortodoxas y sólidas. Pero estas investigaciones se han realizado con un alto costo personal: Rushton, de la Universidad de Western Ontario, ha recibido amenazas de muerte y ha necesitado guardias armados en la universidad; Brand, de la Universidad de Edimburgo, fue despedido, un suceso muy extraño en cualquier universidad; Lynn, de la Universidad de Ulster, evitó problemas porque realizó su trabajo más controvertido una vez que se retiró. Se les ha llamado *racistas científicos*, realistas y fascistas. El problema no ha sido con sus investigaciones o su evidencia como tal: todos los psicólogos aceptan que hay diferencias en cuanto a inteligencia en razas y sexos como un hecho objetivo. El problema es cómo han explicado estas diferencias; en particular el problema ha sido si le atribuyen la varianza en inteligencia a la raza biológica o al aprendizaje cultural.

Mientras que Lynn[74] se enfocó en las diferencias entre sexos, Brand[75] y Rushton[76] se enfocaron en la raza. De hecho, las explicaciones evolucionistas para las diferencias entre sexos en inteligencia (a diferencia del caso de otras habilidades en específico) no son particularmente convincentes. Los debates y la evidencia sobre diferencias entre razas en habilidad cognitiva tienen cientos de años, pero fue la ahora infame investigación de Jensen[77] lo que provocó el interés actual en el campo. Este autor propuso tentativamente que la inteligencia tiene un componente genético en un momento en que lo más popular era la idea de que la inteligencia es afectada por el entorno donde se desarrollan las personas.

Los mordaces argumentos ideológicos han persistido desde que Rushton y

[74] R. Lynn, *Race differences in intelligence: An evolutionary analysis,* Washington Summit Publishers, Augusta, 2006.

[75] C. Brand, *The g factor: General intelligence and its implications,* John Wiley & Sons, Chichester, 1996.

[76] J. Rushton, 2000, *supra,* n. 15.

[77] A. R. Jensen, "How much can we boost IQ and scholastic achievement?", *Harvard Educational Review,* 39, 1969, pp. 1-123.

Jensen[78] hicieron un recuento de 30 años en este campo de investigación, en el que separaron las investigaciones sobre las diferencias entre blancos y negros en cuanto a conducta en dos modelos: los culturales (0% genética, 100% ambiental) y los hereditarios (50% genético, 50% ambiental). Ellos señalan que en general el modelo hereditario tiene más respaldo: "La nueva evidencia que hemos revisado indica la existencia de *algún* componente genético en la diferencia entre blancos y negros en cuanto al coeficiente intelectual promedio".[79] Sin embargo, creen que el componente genético del modelo de evidencia no pudo identificar el ambiental: "Con base en la evidencia actual, tal vez se le debería dar mayor importancia al componente genético y, por lo tanto, menor importancia al componente ambiental".[80] De hecho, la última declaración sobre el modelo hereditario de Jensen, conocida como la *hipótesis base,* afirma que "los factores genéticos y culturales tienen el mismo peso en la causa de la diferencia entre los coeficientes intelectuales promedio de negros y blancos; estos factores también tienen el mismo peso en las diferencias de coeficiente intelectual a nivel individual, ya en la adultez: el peso genético es de 80% y el ambiental es de 20 por ciento".[81]

Richard Lynn ha publicado casi 50 artículos en los que estudia las diferencias de inteligencia entre razas y sexos. Una buena parte de su trabajo se encuentra resumida en su libro de 2006, que incluye un capítulo con una explicación evolucionista de la inteligencia de 11 grupos originarios del Ártico, del este de Asia, europeos y surasiáticos. Su argumento es relativamente simple: los coeficientes intelectuales de distintas razas se pueden explicar como un resultado de los distintos entornos en los que evolucionaron. Las Eras de Hielo en el hemisferio norte ejercieron presiones de selección que requirieron una inteligencia mayor para sobrevivir durante inviernos especialmente fríos. Además, las mutaciones que dieron lugar a una inteligencia mayor aparecieron en las razas con las poblaciones más grandes y en las condiciones de frío más duras.

> Las diferencias en coeficiente intelectual entre las razas explican las diferencias en el éxito de la transición de cazadores-recolectores a la agricultura durante el Neolítico, la construcción de las primeras civilizaciones y el desarrollo de civilizaciones maduras durante los últimos 2000 años. La postura de los que defienden la idea del determinante ambiental de la personalidad es que durante 100000 años los pueblos separados por barreras geográficas en distintas partes del mundo evolucionaron en 10

[78] J. Rushton y A. Jensen, "Thirty years of research on race differences in cognitive ability", *Psychology, Public Policy and Law,* 2005, pp. 235-294.

[79] *Ibid.,* p. 235. Las cursivas son mías.

[80] *Idem.*

[81] A. R. Jensen, *The g factor,* Praeger, Westport, 1998, p. 279.

> razas con diferencias genéticas pronunciadas en cuanto a la morfología, los grupos sanguíneos y la incidencia de diferencias genéticas y, sin embargo, tienen genotipos iguales para la inteligencia; esto último es tan improbable que aquellos que lo sostienen deben ignorar el principio básico de la evolución biológica o tener una agenda política para rechazar la importancia de la raza. O ambas.[82]

La exhaustiva investigación de Rushton sobre las diferencias de raza parece estar basada en la teoría de historia de vida *r-K* del biólogo E. O. Wilson. Estas letras representan lo siguiente: *r* = tasa natural de reproducción y *K* = cantidad de cuidado que los progenitores dan a los descendientes que sobreviven. Los que usan la estrategia *r* tienen muchos descendientes que tienen que valerse por sí mismos, mientras que aquellos que emplean la estrategia *K* tienen menos descendientes en los que invierten energía, tiempo y cuidado. Rushton señala que "esta ley básica de la evolución vincula la estrategia reproductiva a la inteligencia y el desarrollo del cerebro"; así, "los orientales son los más *K*, los negros los más *r* y los blancos son intermedios".[83] Ser más *r* significa, entre otras cosas:

- tener periodos de gestación más cortos;
- llegar a la madurez física a una edad más temprana (desarrollo del control muscular, de los huesos y los dientes);
- cerebros más pequeños;
- alcanzar la pubertad a una edad más temprana (edad de la primera menstruación, el primer coito, el primer embarazo);
- un control más biológico que social de la conducta (duración del ciclo menstrual, periodicidad de la respuesta sexual);
- actitudes sexuales más permisivas;
- frecuencia más alta de relaciones sexuales (premaritales, maritales y extramaritales);
- uniones de pareja más débiles;
- mayor número de hermanos;
- altas tasas de abandono y negligencia de los niños;
- frecuencia más alta de enfermedades, y
- una esperanza de vida más corta.

Rushton propone que las diferencias entre razas pueden ser causadas por la testosterona y por la *teoría de la emigración africana.* La idea es que los negros tienen niveles más altos de testosterona que los orientales o los blancos e invierten

[82] R. Lynn, *supra,* n. 74, pp. 243-244.
[83] J. Rushton, 2000, *supra,* n. 15, p. 35.

más energía en tener hijos, mientras que los asiáticos y blancos tienen menos hijos pero invierten más en cuidarlos. La teoría de la emigración africana se basa en que aquellos que dejaron África (y se convirtieron en asiáticos y blancos) tuvieron que adaptarse a retos climáticos y ambientales que los obligaron a hacer herramientas para desarrollar la agricultura. Esto necesita una "inteligencia mayor" y propicia el uso de una estrategia. En su gráfica 6, K. Rushton[84] enlista las calificaciones de coeficiente intelectual de cuatro grupos: africanos (70), afroamericanos (85), blancos (100) y orientales (106). También señala que la inteligencia tiene una relación modesta con el tamaño del cerebro, ya que hay diferencias significativas y predecibles entre el tamaño del cerebro y del cráneo entre los grupos raciales.

El trabajo de Rushton es estrictamente una explicación evolutiva de las diferencias de inteligencia entre razas. Afirma que la evidencia es sólida y que la explicación de la diferencia se puede hacer en términos de la teoría evolucionista. Él concluye que las razas muestran diferencias, en promedio, en el tamaño del cerebro, la inteligencia, el comportamiento sexual, la fertilidad, la personalidad, la maduración, esperanza de vida, crimen y estabilidad familiar. Los orientales están en un lado del espectro, los negros del otro y los blancos están en medio: "sólo una teoría que estudia tanto los genes como el entorno en términos de la teoría de la evolución de Darwin puede explicar por qué las razas muestran diferencias tan consistentes en todo el mundo y a lo largo del tiempo".[85]

Resulta inevitable que el tema de la diferencia de inteligencia entre razas provoque respuestas intensas. Queda claro que todos los investigadores de la inteligencia aceptan que hay claras diferencias raciales, pero en lo que usualmente difieren es en las razones por las que existen. Al menos hay tres explicaciones. La primera: hay evidencia de diferencias genéticas entre razas. Segundo: hay evidencia de fuerzas políticas, económicas y socioculturales que son muy distintas de las características raciales pero que interfieren en los resultados. Tercero, las diferencias raciales son esencialmente artefactos del diseño de pruebas, de la administración de la evidencia y de las mediciones; en otras palabras, no hay diferencias reales.

Brody[86] sostiene que aquellos que rechazan las diferencias de raza como una función de las mediciones y pruebas están equivocados. Afirma que las investigaciones de la diferencia de inteligencia entre blancos y negros nunca han contestado tres preguntas fundamentales: *1)* ¿cuáles son las razones de las diferencias?; *2)* ¿las podemos eliminar?, y *3)* ¿podemos diseñar un entorno en el que las diferencias individuales de inteligencia sean mitigadas, de tal forma que no sean

[84] *Idem.*
[85] *Ibid.,* p. 49.
[86] N. Brody, *Intelligence,* Academic Press, Nueva York, 1992, p. 310.

determinantes en la medida en la que lo son actualmente de las diferencias raciales en cuanto al desempeño en escuelas y otros contextos sociales relevantes? Cabe subrayar que la teoría de habilidad evolutiva parece suponer como axiomático que la alta inteligencia es adaptativa y benéfica para todas las áreas de la vida. No existe evidencia alguna que sugiera que la inteligencia baja pueda tener ventajas evolutivas.

El lado oscuro de la personalidad

Uno de los temas más problemáticos de la personalidad evolucionista es explicar las ventajas y la adaptabilidad del neuroticismo y de otros rasgos asociados con la enfermedad mental. Aunque ha sido posible explicar desde el punto de vista evolucionista los Cinco Grandes, deberíamos lograr explicar rasgos asociados con enfermedades mentales. Pero es más problemático aún explicar la persistencia de trastornos particularmente devastadores y maladaptativos, como la esquizofrenia.

Sin embargo, en los últimos años se han hecho muchas investigaciones que intentan conceptualizar los trastornos de la personalidad a partir de un modelo general de funcionamiento de la personalidad. Así, Gudonis y sus colegas[87] usaron un cuestionario NEO de 240 preguntas sobre los cinco factores de la personalidad para generar una escala de trastornos de la personalidad. Tomaron 18 de 30 facetas de la personalidad, revirtieron algunas (principalmente de afabilidad y rectitud) y las combinaron para generar una sola escala. Usaron esta escala para medir muchas conductas, desde delincuencia, conductas sexuales arriesgadas, hasta uso y abuso de sustancias. Concluyeron que los trastornos de la personalidad "se pueden pensar como una colección de rasgos de un modelo general de la personalidad que funciona como el FFM".[88] También señalan lo siguiente:

> Creemos que el FFM ayuda a vincular investigaciones clínicas aplicadas [a los trastornos de la personalidad] a un corpus de conocimiento derivado de la investigación básica de la personalidad. Se sabe mucho sobre la estructura, la genética, la neurobiología y el desarrollo de la personalidad básica. Así, este conocimiento se puede aplicar en la investigación sobre trastornos de la personalidad para ampliar nuestra comprensión de mecanismos y tratamientos y para generar teoría.[89]

[87] L. Gudonis, D. Miller, J. Miller y D. Lynam, "Conceptualising personality disorders from a general model of personality functioning", *Personality and Mental Health*, 2, 2008, pp. 249-264.

[88] *Ibid.*, p. 260.

[89] *Ibid.*, p. 261.

Sin embargo, ha habido intentos por realizar un análisis de costo-beneficio de los trastornos de la personalidad. Hogan[90] siempre ha sido solidario con las explicaciones evolucionistas, en especial para cosas como el liderazgo. También ha desarrollado una medida de personalidad del "lado oscuro", que en parte tiene un origen intelectual en los trastornos de la personalidad. Él siempre ha afirmado que esas dimensiones del lado oscuro se pueden pensar tanto como fortalezas como debilidades. Hogan ha hecho algo muy similar a lo que hizo Nettle en su análisis del costo-beneficio de los Cinco Grandes.[91]

Nelson y Hogan[92] enumeran las facetas del lado oscuro y sus costos y beneficios. Su argumento es la optimización; que tener "algunas" características de los rasgos del lado oscuro conlleva ventajas psicológicas; ellos sostienen que las dimensiones tienen distintas características positivas que inicialmente son atractivas para el mundo laboral y en realidad tienen una relación positiva con el desempeño en términos de psicología evolucionista. Esto es, una vez más, un ejemplo del espectro de hipótesis que piensa en las enfermedades mentales como un rasgo "normal" llevado al extremo. Entonces, se prefiere *esquizotípico* en lugar de *esquizofrénico:* el primer concepto tiende a considerarse una dimensión de la personalidad, el segundo se considera una categoría. Lo anterior está relacionado con la idea de que entre más extremo sea un rasgo, más problemático e intransigente será el individuo y menos adaptables y flexibles son sus predisposiciones conductuales. Se ha reconocido desde hace mucho tiempo que la gente con ciertas enfermedades mentales, como los trastornos bipolares, han podido explorar y explotar esos talentos si se cumplen tres condiciones: *1)* no son demasiado extremos; *2)* estos trastornos están acompañados por habilidades y talentos, y *3)* estas personas buscan ayuda profesional y apoyo social para afrontar sus enfermedades.

Se ha sugerido que uno puede interpretar todos los trastornos de personalidad en términos de los Cinco Grandes. El trastorno narcisista de la personalidad tiene una relación con baja afabilidad y bajo neuroticismo; el trastorno obsesivo-compulsivo tiene una relación con alta rectitud y neuroticismo y con baja afabilidad; el trastorno esquizotípico de la personalidad tiene una relación con baja extraversión y alto neuroticismo.[93] De hecho, Decuyper y sus colegas[94] mostra-

[90] R. Hogan, *supra,* n. 53.

[91] D. Nettle, *supra,* n. 1.

[92] E. Nelson y R. Hogan, "Coaching the dark side", *International Coaching Psychology Review,* 4, 2009, pp. 7-19.

[93] A. Furnham y J. Crump, "Personality traits, types and disorders: An examination of the relationship between three self-reported measures", *European Journal of Personality,* 19, 2005, pp. 167-184.

[94] M. Decuyper, S. de Pauw, F. De Fruyt *et al.,* "A meta-analysis of psycopathy—, Antisocial PD- and FFM associations", *European Journal of Personality,* 23, 2009, pp. 531-565.

ron, en un exhaustivo metaanálisis, cómo el trastorno antisocial de la personalidad y la psicopatía tienen una relación sistemática con los Cinco Grandes a nivel de facetas y dominios. Lo más consistente fue que ambos trastornos se relacionaran con baja rectitud y afabilidad.

Dado el análisis de costo-beneficio que se mostró antes, cabe la posibilidad de ver ciertas ventajas en los trastornos de la personalidad. El cuadro VIII.2 contiene un análisis de costo-beneficio de los trastornos de la personalidad; el cuadro VIII.1 tiene un análisis similar pero de los rasgos de la personalidad. El argumento es que si estos trastornos no tuvieran ventajas, desaparecerían después de cierto tiempo; en otras palabras, si no promovieran de alguna forma la aptitud, desaparecerían. Sin embargo, entre 0.5% y 3% de la población padece estos trastornos en cierto grado porque en ciertos momentos y situaciones representan una ventaja evolutiva. Debido a que los psiquiatras prefieren distinciones categóricas de la gente en los extremos, inicialmente parecería que ser, por ejemplo, esquizoide, paranoide o narcisista, tendría pocas ventajas. Queda claro que lo discutido en este apartado sigue siendo muy especulativo. No obstante, sí anuncia la utilidad potencial de la psiquiatría evolucionista que intenta describir y explicar la importancia adaptativa y el origen de muchos trastornos mentales, aunque no sean deseables a nivel individual.

Conclusión

El aumento de la popularidad y de la capacidad percibida para explicar de la psicología evolucionista de los últimos 20 o 30 años ha significado que algunos psicólogos de la personalidad se pregunten cuánto puede enriquecer la psicología evolucionista su ciencia. No hay duda de que los vínculos establecidos entre los rasgos de personalidad y cosas como la salud, las relaciones sociales y el éxito profesional, se pueden explicar en términos evolutivos.

Las explicaciones evolucionistas son al mismo tiempo seductoras y difíciles de probar. Como reconocen Figueredo y sus colegas, la psicología evolucionista de la personalidad está "más avanzada que la evidencia".[95] Es, sin embargo, posible derivar hipótesis que son (y que han sido) demostrables; aunque no necesariamente se originaron en la teoría psicológica. La pregunta es esencialmente si la hipótesis que se pone a prueba se derivó estrictamente de la teoría evolucionista. Éste es un momento interesante para los psicólogos evolucionistas y los de la personalidad. El progreso del estudio de la influencia de la genética en la conducta beneficia a ambos campos de la psicología y parece probable que el

[95] A. Figueredo, J. Sefcek, G. Vasquez *et al., supra,* n. 13, p. 873.

Cuadro viii.2. *La estructura del lado oscuro de la personalidad*

Trastorno de la personalidad según el DSM IV		*Escalas del* HDS, *Hogan Development Survey*		*Dimensiones del lado oscuro*		*Beneficios*	*Costos*
Trastorno límite de la personalidad	Enojo inapropiado; relaciones inestables e intensas que alternan entre la idealización y la devaluación	Excitable	Temperamental y difícil de satisfacer; entusiasmo intenso y efímero por la gente, proyectos y cosas	Excitable	Cambios de humor, explosiones emocionales e incapacidad de persistir en proyectos	Empatía y preocupación	Inestabilidad emocional
Trastorno paranoide de la personalidad	Desconfiado; sospecha de los demás; interpreta que las intenciones de los demás son malévolas	Escéptico	Cínico, desconfía y duda de las intenciones de los demás	Escéptico	Desconfianza de los demás, dudas sobre sus intenciones y desconfianza de la integridad de los demás	Perspicacia social y política	Desconfianza excesiva
Trastorno de la personalidad por evitación	Inhibición social; sentimiento de ineptitud e hipersensibilidad a la crítica o el rechazo	Cauteloso	Reacio a correr riesgos por miedo a ser rechazado o evaluado de forma negativa	Cauteloso	Temeroso de los errores, evita tomar decisiones	Evalúa riesgos de manera apropiada	Indecisión y evasión de riesgos
Trastorno esquizoide de la personalidad	Frialdad emocional y desinterés por las relaciones sociales; indiferente a elogios y críticas	Reservado	Distante, huraño, tiene poco interés y conciencia de los sentimientos de otros	Reservado	Permanece distante, se comunica poco e ignora el bienestar de su equipo	Emocionalmente imperturbable	Insensible y mala comunicación

Comportamiento pasivo-agresivo	Resistencia pasiva al desempeño social adecuado; irritación cuando se le pide que haga algo que no quiere hacer	Tardado	Independiente; ignora las peticiones de los demás y se irrita cuando persisten	Tardado	Procrastinación, trabaja en sus propios proyectos y es incapaz de tener expectativas reales o de cumplir sus compromisos con sus equipos	Buenas habilidades sociales	Pasivo-agresivo
Trastorno narcisista de la personalidad	Conductas o actitudes arrogantes y altivas, exageradas, prepotencia	Osado	Extraordinariamente seguro de sí mismo, se siente grandioso y merecedor, sobrevalúa sus capacidades	Osado	Se siente merecedor, no comparte el crédito por los éxitos, culpa a los demás por sus propias fallas y es incapaz de aprender de la experiencia; valiente al perseguir grandes metas	Valentía y energía	Controlador y manipulador
Trastorno antisocial de la personalidad	Menosprecio por la verdad; impulsividad e incapacidad para planear; incapacidad para conformarse	Pícaro	Disfruta correr riesgos y poner las reglas a prueba; necesita emociones fuertes; es manipulador, falso, deshonesto, astuto y abusivo	Pícaro	Miente y rompe las reglas para probar los límites, ignora sus compromisos y piensa que tiene la capacidad de resolver cualquier problema	Valiente al enfrentarse a los riesgos	Imprudente y deshonesto

Cuadro viii.2. *La estructura del lado oscuro de la personalidad (concluye)*

Trastorno de la personalidad según el DSM IV		*Escalas del* HDS, *Hogan Development Survey*		*Dimensiones del lado oscuro*		*Beneficios*	*Costos*
Trastorno histriónico de la personalidad	Sensibilidad y necesidad de llamar la atención exacerbadas; dramatización teatral y expresión emocional exagerada	Colorido	Expresivo, animado y dramático; quiere que lo noten y necesita ser el centro de atención	Colorido	Necesita ser el centro de atención para que otros lo admiren, le preocupa que no lo noten, incapaz de mantenerse enfocado y de resistir compartir el crédito	Celebraciones y entretenimiento	Impulsivo y distraído
Trastorno esquizotípico de la personalidad	Creencias extrañas o pensamiento mágico; conducta o discurso que resulta extraño, excéntrico o peculiar	Imaginativo	Actúa y piensa de forma creativa y a veces extraña o inusual	Imaginativo	Piensa en formas excéntricas, frecuentemente cambia de parecer y toma decisiones extrañas	Creatividad y visión	Malas ideas
Trastorno de la personalidad obsesiva-compulsiva	Preocupación por el orden, reglas, perfeccionismo, control, demasiada rectitud e inflexibilidad	Diligente	Meticuloso, preciso y perfeccionista, inflexible en cuanto a reglas o procedimientos; crítico del desempeño de los demás	Diligente	Frustra a su equipo porque es controlador, no puede delegar ni establecer prioridades	Trabajo duro y altos estándares	Micro gestión
Trastorno dependiente de la personalidad	Dificultad para tomar decisiones sin consejo y consuelo excesivo; dificultad para expresar desacuerdo por miedo a la pérdida de apoyo o aprobación	Responsable	Busca complacer a los demás para conseguir su apoyo y guía; reacio a tomar decisiones independientes o actuar de forma contraria a la opinión popular	Responsable	Adula a sus supervisores, es incapaz de rechazar peticiones poco realistas, no defenderá a su equipo y los hará trabajar demasiado como resultado	Responsabilidad social corporativa	Indecisión

reencuentro de los psicólogos que estudian los rasgos de la personalidad y los psiquiatras que estudian los trastornos de la personalidad se enriquecerán de las hipótesis evolucionistas porque éstas estudiarán el origen y el funcionamiento de las diferencias individuales estables.

IX. EVOLUCIÓN, COGNICIÓN Y ENFERMEDAD MENTAL
La teoría de la impronta genética del cerebro

Christopher Badcock

Hasta el momento el enfoque principal de la psicología evolucionista ha sido el estudio de la adaptación psicológica. Sin embargo, explicar las enfermedades mentales como el autismo y la esquizofrenia desde un punto de vista adaptativo ha sido particularmente difícil debido a la clara naturaleza maladaptativa de la enfermedad mental; al menos desde el punto de vista del individuo y de la sociedad. Además, las causas conocidas de ambos trastornos parecen desafiar cualquier teoría o perspectiva unitaria. Hemos sabido desde hace mucho tiempo que ambos trastornos tienden a ser heredables y que si uno de dos gemelos idénticos padece el trastorno, hay una probabilidad más alta del promedio de que el otro también lo padezca. El autismo a veces se asocia con síndromes genéticos, como el de Rett, Down y Turner, la fenilcetonuria y la esclerosis tuberosa. La causa más clara en la que interviene un solo gen en los trastornos del espectro autista (tea) es el síndrome X frágil (sxf), con una gran variedad de severidad en los síntomas; entre un cuarto y la mitad de los varones afectados se consideran autistas. El vínculo más fuerte entre la enfermedad psicológica y la genética se encontró en casos del síndrome Prader-Willi, causado por la duplicación de la copia materna del cromosoma 15; invariablemente estos individuos son diagnosticados con psicosis en la edad adulta. Pero ni el autismo ni la esquizofrenia obedecen las clásicas leyes mendelianas de la herencia en la forma en que lo hacen el daltonismo o la fibrosis quística.

También hay evidencia sólida de causas sociales y ambientales de las enfermedades mentales. Investigaciones de la hambruna holandesa de 1944 y la china de 1959-1961 registraron una incidencia incrementada de esquizofrenia entre niños nacidos poco después de los sucesos.[1] Y una investigación de dos millones de niños suecos nacidos entre 1963 y 1983 reveló un fuerte vínculo entre la esquizofrenia y la pobreza durante la infancia. Los niños que presentaban cuatro

[1] D. St. Clair, "Rates of adult schizophrenia following prenatal exposure to the Chinese famine of 1959-1961", *Journal of the American Medical Association,* 294, 2005, pp. 557-562; E. Susser, D. St. Clair y L. He, "Latent effects of prenatal malnutrition on adult health: The example of schizophrenia", *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1136, 2008, pp. 185-192.

de los cinco indicadores de pobreza tuvieron un riesgo tres veces mayor de esquizofrenia que los que no mostraron ningún indicador.[2] En cuanto al TEA, el incremento exponencial de diagnósticos desde 1980 ha provocado que algunos sugieran causas sociales o ambientales: en uno de los casos más controversiales, el autismo se ha relacionado con vacunas como la triple viral. El autismo puede resultar del envenenamiento con etanol o ácido valproico durante el embarazo y, durante la epidemia de rubéola de 1964 en los Estados Unidos, el índice de autismo excedió 7% en una época en la que el índice normal no era mucho mayor a 0.1%. El autismo también puede ser causado por la talidomida: afecta casi 5% de aquellos con defectos de nacimiento atribuibles a esta causa.

En este capítulo presentaré una nueva teoría que intenta explicar estos hallazgos aparentemente contradictorios. Como ahora trataré de mostrar, el TEA, la psicosis y la esquizofrenia se pueden estudiar desde un punto de vista adaptativo que ha generado nuevos conocimientos en la psicopatología, en la cognición social en la normalidad y en la genialidad. De hecho, en mis conclusiones afirmaré que esta forma de estudiar las enfermedades mentales tiene importantes consecuencias tanto para la psicología evolucionista como para el futuro de la sociedad.

Las enfermedades que nos hicieron humanos

En el pasado el autismo y la psicosis se estudiaban en términos de los déficits que caracterizaban a estos dos padecimientos. Sin embargo, investigaciones recientes han comenzado a revelar que el panorama es más complejo y positivo porque ambas condiciones tienen también ventajas sintomáticas. Por ejemplo, el padre de la psiquiatría moderna, Eugen Bleuler, quien acuñó el término *esquizofrenia,* señaló que los esquizofrénicos, que parecen estar totalmente enajenados y ser indiferentes a sus entornos, "recogen una sorprendente cantidad de datos sobre las vidas personales de sus doctores y el personal médico, así como de las relaciones personales de los mismos, a partir de sus cortas conversaciones".[3] Randolph Nesse, el psiquiatra evolucionista, indica que "aquellos que han trabajado con esquizofrénicos conocerán la escalofriante sensación de estar con alguien cuyas intuiciones pueden percibir los gestos más sutiles, incluso si el esquizofrénico es incapaz de ser empático".[4] Otras autoridades comentan, en relación con casos históricos de psicosis, que

[2] S. Wicks, "Social adversity in childhood and the risk of developing psychosis: A national cohort study", *American Journal of Psychiatry,* 162, 2005, pp. 1652-1657.

[3] L. A. Sass, *Madness and modernism,* Basic Books, Nueva York, 1992, p. 415.

[4] R. M. Nesse, "Cliff-edged fitness functions and the persistence of schizophrenia", *Behavioural and Brain Sciences,* 27, 2004, p. 62.

> la experiencia reportada del contacto "telepático" con otra persona […] puede indicar una hiperconsciencia de señales sociales "filtradas" que después el individuo interpreta, de manera correcta o incorrecta, para extraer algún significado […] Cualquiera que haya interactuado con psicóticos conocerá esta siniestra capacidad de responder a las más sutiles señales sociales, señales que se intentaron ocultar.[5]

El mismo autor concluye que "la causa subyacente de la esquizofrenia no es un defecto, sino una exquisita sensibilidad del sistema nervioso que […] se traduce como la *apariencia* de un defecto".[6]

Investigaciones experimentales sugieren que las interpretaciones de estos autores no son subjetivas. Por ejemplo, una investigación encontró que los pacientes paranoicos, incluso cuando están medicados, son demostrablemente mejores que los grupos de control para interpretar señales no verbales, al menos cuando la señal no verbal es genuina y cuando se espera un *shock* eléctrico. Con señales no verbales simuladas, el grupo de control tuvo un mejor desempeño que el paranoide, pero como señala la autora del experimento, esto es lo que se esperaría si se pensara que los paranoides tienen una sensibilidad especial para percibir las señales no verbales.[7] Los niños diagnosticados con una forma rara de esquizofrenia infantil mostraron un mejor desempeño que niños autistas y grupos de control en una tarea que requería identificar el engaño de otros.[8] También se ha reportado una relación positiva entre mediciones de empatía y la llamada esquizotipia.[9] En una prueba de pensamiento divergente en el que los sujetos tenían que inventar usos para un rango de objetos convencionales y ambiguos mostró que el grupo esquizotípico tuvo un desempeño mejor que el de esquizofrénicos y que el grupo de control; activaron una mayor parte de la corteza prefrontal al desempeñar la tarea.[10] Estas tendencias psicóticas más moderadas se

[5] G. Claridge, R. Pryor y G. Watkins, *Sounds from the bell jar: Ten psychotic authors,* Macmillan Press, Londres, 1990, p. 221.

[6] G. Claridge, "Schizophrenia and human individuality", en C. Blackemore y S. Greenfield (eds.), *Mindwaves: Thoughts on intelligence, identity, and consciousness,* Blackwell, Oxford, 1987, p. 40; cursivas en el original.

[7] L. LaRusso, "Sensitivity of paranoid patients to nonverbal cues", *Journal of Abnormal Psychology,* 87, 1978, pp. 463-471.

[8] T. Pilowsky, N. Yirmiya, S. Arbelle y T. Mozes, "Theory of mind abilities of children with schizophrenia, children with autism, and normally developing children", *Schizophrenia Research,* 42, 2000, pp. 145-155.

[9] W. M. Dinn, C. L. Harris, A. Aycicegi *et al.,* "Positive and negative schizotypy in a student sample: Neurocognitive and clinical correlates", *Schizophrenia Research,* 56, 2002, pp. 171-185; Y. Rim, "Impulsivity, venturesomeness, empathy and schizotypy", *Personality and Individual Differences,* 17, 1994, pp. 853-854.

[10] B. S. Folley y S. Park, "Verbal creativity and schizotypal personality in relation to prefrontal hemispheric laterality: A behavioral and near-infra-red optical imaging study", *Schizophrenia Research,* 80, 2005, pp. 271-282.

han asociado con una creatividad socioemocional más desarrollada y con mayor imaginación en general.[11]

Crespi, Summers y Dorus[12] estudiaron genes humanos y de primates para encontrar evidencia de selección direccional. Encontraron evidencia significativa a nivel estadístico de selección direccional de unos 26 a 80 genes que median la propensión a la esquizofrenia, incluyendo algunos que exhiben ciertos vínculos funcionales y genéticos con este trastorno. Investigaciones anteriores indicaron que la selección direccional en humanos ha propiciado la evolución de una serie de genes adicionales vinculados con riesgos de esquizofrenia. Hay variantes de tres genes asociados con la esquizofrenia que recientemente se vincularon con la creatividad. En conjunto, los autores concluyen que estos hallazgos constituyen un respaldo evolucionista y genético para la hipótesis que sostiene que la esquizofrenia es "la enfermedad que nos hizo humanos".[13]

Se han hecho hallazgos similares en relación con el autismo. El síndrome de Asperger describe una forma latente funcional de TEA en la que el lenguaje y la inteligencia están intactos, pero hay una discapacidad cualitativa en la interacción social, la comunicación y la restricción de intereses. Los déficits en habilidades sociales específicos incluyen una incapacidad para desarrollar amistades, una deficiencia de conductas no verbales en cuanto a la mirada, el lenguaje corporal y la expresión facial y déficits al identificar e interpretar señales y convenciones sociales. Usualmente hay fluidez en el habla pero dificultades en las habilidades conversacionales, una tendencia a ser pedante y a interpretar las cosas de forma literal. Finalmente, es usual que el individuo exprese sus intereses con mucha intensidad y tenacidad y que prefiera la rutina y la regularidad.[14]

No obstante, desde 1960 (mucho antes de que se empezaran a diagnosticar casos del síndrome de Asperger), los autores del autismo indicaban que los niños autistas "no tienen un retraso mental en el sentido ordinario de la palabra, sino que son niños con una forma inadecuada de mentalización que se manifiesta en la inhabilidad de entender formas simbólicas y de asumir una actitud abstracta".[15] Hoy en día algunas autoridades afirman que la relación percibida entre el TEA y el retraso mental no es que usualmente tengan causas comunes, sino que

[11] G. Claridge, R. Pryor y G. Watkins, *supra,* n. 5; D. Nettle, *Strong imagination: Madness, creativity and human nature,* Oxford University Press, Oxford, 2001.

[12] B. Crespi, K. Summers y S. Dorus, "Adaptive evolution of genes underlying schizophrenia", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 2801-2810.

[13] D. F. Horrobin, "Schizophrenia: The illness that made us human", *Medical Hypotheses,* 50, 1998, pp. 269-288.

[14] T. Atwood, "What is Asperger's Syndrome?", en K. L. Simmons (ed.), *The official Autism 101 manual: Autism today,* Autism Today, Alberta, Canadá, 2006, pp. 6-7.

[15] L. P. Kaplan, "How autism has been understood", en K. L. Simmons (ed.), *The official Autism 101 manual: Autism today,* Autism Today, Alberta, Canadá, p. 44.

es más probable porque la presencia de ambas incrementa la probabilidad de un diagnóstico clínico.[16] De acuerdo con las últimas investigaciones, la inteligencia de autistas se ha subestimado y no tienen una discapacidad en cuanto a la inteligencia fluida como muchas teorías señalan. Por el contrario, la inteligencia autista es revelada por la prueba más compleja de inteligencia general en la bibliografía: las matrices progresivas de Raven.[17] Estos hallazgos se han interpretado de tal forma que sugieren que el síndrome de Asperger en realidad conlleva una habilidad superior de razonamiento abstracto o una inteligencia fluida general mayor.[18]

Los autistas altamente funcionales muchas veces tienen una capacidad extraordinaria para percibir detalles y notan cosas que no son perceptibles para los demás. Se demostró recientemente que esta impresión que dan los autistas tiene una base objetiva cuando la visión de un grupo de personas con TEA se comparó con un grupo de control. El resultado fue asombroso porque los 15 sujetos con TEA tuvieron una visión superior, que era 2.79 veces mejor que el promedio (tuvieron una puntuación de 20:7, lo cual significa que podían ver detalles a 20 pies que una persona promedio sólo podría ver a siete pies de distancia). Como los autores señalaron, esta capacidad de visión dos o tres veces mayor es comparable con la de las aves de rapiña y sus resultados sugieren que la capacidad visual aumentada es común en individuos en el espectro autista, lo cual significa que éste es otro aspecto en el que los autistas tienen un mejor desempeño que la población normal.[19]

De hecho, ahora hay evidencia de que los autistas tienen una sensibilidad mayor en todos los sentidos. Por ejemplo, aunque a veces dan la impresión de ser sordos, la gente con TEA muchas veces escucha mejor; esto lo han demostrado varias investigaciones donde la tarea es discriminar un tono.[20] Una investigación que exploró la sensibilidad al tacto encontró que las personas con TEA tuvieron un umbral más bajo para estimulaciones táctiles que los grupos de control.[21] Otra investigación que estudió tanto tacto como oído en 20 adultos con TEA y 20

[16] D. H. Skuse, "Rethinking the nature of genetic vulnerability to autistic spectrum disorders", *Trends in Genetics,* 23, 2007, pp. 387-395.

[17] M. Dawson, I. Soulières, A. G. Morton y L. Mottron, "The level and nature of autistic intelligence", *Psychological Science,* 18, 2007, pp. 657-662.

[18] M. Hayashi, M. Kato, K. Igarashi y H. Kashima, "Superior fluid intelligence in children with Asperger's disorder", *Brain and Cognition,* 66, 2008, pp. 306-310.

[19] E. Ashwin, C. Ashwin, D. Rhydderch *et al.,* "Eagle-eyed visual activity: An experimental investigation of enhanced perception in autism", *Biological Psychiatry,* 65, 2008, pp. 17-21.

[20] A. Bonnel, L. Mottron, I. Peretz *et al.,* "Enhanced pitch sensitivity in individuals with autism: A signal detection analysis", *Journal of Cognitive Neuroscience,* 15, 2003, pp. 226-235; M. O'Riordan y F. Passetti, "Discrimination in autism within different sensory modalities", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 36, 2006, pp. 665-675.

[21] S.-J. Blakemore, T. Tavassoli, S. Calò *et al.,* "Tactile sensitivity in Asperger syndrome", *Brain and Cognition,* 61, 2006, pp. 5-13.

adultos sin TEA iguales en sexo, edad y coeficiente intelectual encontró que los participantes autistas fueron hipersensibles tanto en tacto como en oído. Una investigación que comparó 17 participantes con TEA con 17 participantes en el grupo de control en una prueba estándar de sensibilidad al olfato encontró una relación cuantitativa entre el nivel de procesamiento sensorial mejorado y el número de rasgos autistas; los casos más severos de conducta autista se relacionaron con una percepción sensorial mayor a la normal. Empero, no hubo una correlación entre los umbrales sensoriales y la edad o el nivel de funcionamiento cognitivo, lo cual sugiere que la hipersensibilidad del olfato es una característica fundamental de los TEA.[22]

En su publicación original sobre el autismo, Hans Asperger (1906-1980), uno de los descubridores del autismo, señaló:

> Para nuestra sorpresa, hemos visto que los individuos autistas, mientras que su inteligencia esté intacta, casi siempre pueden ser profesionistas exitosos, usualmente en profesiones académicas muy especializadas, con una preferencia por temas abstractos. Encontramos un gran número de personas cuyas habilidades matemáticas determinaron sus profesiones: matemáticos, tecnólogos, químicos industriales y servidores públicos de altos rangos [...] Una buena actitud profesional incorpora la tenacidad así como la decisión de sacrificar un gran número de intereses alternos […] Parece que para tener éxito en la ciencia o el arte se necesita un poco de autismo [...] De hecho encontramos numerosos individuos entre los científicos más distinguidos.[23]

Asperger mismo se ha sugerido como un ejemplo de su propio síndrome[24] y se han detectado tendencias autísticas relacionadas con habilidades extraordinarias e incluso genialidad en otros científicos y matemáticos. Algunos ejemplos son Sir Isaac Newton, Albert Einstein, Paul Dirac,[25] Alan Ruting[26] y Charles Richter, el semiólogo que le dio su nombre a la Escala de Richter de intensidad de terremotos.[27] Otro ejemplo es Michael Ventris, el criptógrafo que descifró el sis-

[22] T. Tavassoli, E. Ashwin, C. Ashwin *et al., Tactile and auditory hypersensitivity in autism spectrum disorders,* manuscrito en preparación, 2011; C. Ashwin, E. Ashwin, E. Tavassoli *et al.,* "Olfactory hypersensitivity in autism spectrum conditions", en producción.

[23] H. Asperger, " 'Autistic psychopathy' in childhood", trad. al inglés de Uta Frith, en U. Frith (ed.), *Autism and Asperger syndrome,* Autism Today, Alberta, Canadá, 1991, pp. 74, 89.

[24] V. Lyons y M. Fitzgerald, "Did Hans Asperger (1906-1980) have Asperger Syndrome?", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 37, 2007, pp. 2020-2021.

[25] I. James, *Asperger's Syndrome and high achievement: Some very remarkable people,* Jessica Kingsley, Londres, 2006.

[26] H. O'Connell y M. Fitzgerald, "Did Alan Turing have Asperger's Syndrome?", *Irish Journal of Psychological Medicine,* 20, 2003, pp. 28-31.

[27] S. E. Hough, *Richter's Scale, Measure of an earthquake, measure of man,* Princeton University Press, Princeton, 2007.

tema de escritura micénico *Lineal B*.[28] De forma retrospectiva se han diagnosticado a otros científicos en el espectro autista: el escultor, poeta, artista y arquitecto Miguel Ángel Buonarroti, el filósofo Ludwig Wittgenstein y el matemático Srinivasa Ramanujan.[29] Entre los escritores y poetas se incluyen a Hans Christian Andersen, Herman Melville, Jonathan Swift, William Butler Yeats y Lewis Carroll.[30] También se han agregado a la lista de los que se sospecha tuvieron casos de Asperger a políticos y hombres de Estado; en particular: Thomas Jefferson,[31] Eamon de Valera y tal vez el más interesante de todos estos casos: Adolf Hitler.[32]

Michael Fitzgerald publicó un libro sobre lo que él llama los "autistas prodigio" o *savants*, es decir, "los autistas altamente funcionales o las personas con síndrome de Asperger que producen obras geniales".[33] A pesar de que, como Fitzgerald señala, las personas con síndrome de Asperger usualmente son "antiteóricas" y tienen problemas con la abstracción, incluye a filósofos como Spinoza, Immanuel Kant y A. J. Ayer (1910-1989). Tal vez lo menos sorprendente sea la inclusión de varios músicos famosos como Wolfgang Amadeus Mozart, Ludwig van Beethoven, Eric Satie y Béla Bartók; también incluye a Van Gogh, a L. S. Lowry y a Andy Warhol.[34]

De acuerdo con algunas autoridades, hasta 10% de los autistas (pero sólo 1% en el caso de otros déficits del desarrollo) muestra algún tipo de "habilidad de *savant*" (una capacidad cognitiva o de memoria extraordinaria).[35] Estos talentos usualmente están limitados a la música, el arte, las matemáticas y el cálculo del calendario, habilidades mecánicas y espaciales, y muchas veces tienen una gran capacidad de memorización; la combinación de la ceguera, el autismo y el genio musical es inusualmente frecuente.[36] Por ejemplo, Kim Peek, inspiración para el personaje de *Rain Man*, caminaba de lado, necesitaba ayuda para vestirse y para muchas actividades de la vida diaria, le era muy difícil entender la abstracción y tenía un coeficiente intelectual de 87. Sin embargo, tenía un conocimiento enciclopédico de la historia, de líderes políticos, de caminos y carreteras de los Esta-

[28] S. Baron-Cohen, *The essential difference: Men, women, and the extreme male brain*, Allen Lane, Londres, 2003.

[29] M. Arshad y M. Fitzgerald, "Did Michelangelo (1475-1564) have high-functioning autism?", *Journal of Medical Biography*, 12, 2004, pp. 115-120; M. Fitzgerald, *Autism and creativity*, Brunner-Routlegde, Hove, 2004.

[30] M. Fitzgerald, *The genesis of artistic creativity: Asperger's Syndrome and the arts*, Jessica Kingsley, Londres, 2005.

[31] N. Ledgin, *Diagnostic Jefferson: Evidence of a condition that guided his beliefs, behavior, and personal associations*, Future Horizons, Arlington, 1998.

[32] M. Fitzgerald, *supra*, n. 29.

[33] M. Fitzgerald, *supra*, n. 30, p. 20.

[34] *Idem*.

[35] D. A. Treffert, "Savant syndrome", en K. L. Simmons (ed.), *The official Autism 101 manual: Autism today*, Autism Today, Alberta, Canadá, 2006, pp. 8-22.

[36] D. A. Treffert, "Savant syndrome: 'Special faculties' extraordinaire", *Psychiatry Times*, 2001, pp. 20-21.

dos Unidos y Canadá, deportes profesionales, el programa espacial, películas, actores y actrices, Shakespeare, la Biblia, la doctrina e historia mormonas, cálculos con el calendario, literatura, códigos de área telefónicos, códigos postales, canales de televisión, música clásica y conocimiento detallado de 9000 libros.[37]

El llamado síndrome del *savant* puede aparecer en ocasiones después de una lesión cerebral o enfermedad en una persona normal. Por ejemplo, un niño de nueve años de edad que era sordomudo y quedó paralizado después de recibir un disparo de arma de fuego en el hemisferio izquierdo desarrolló habilidades mecánicas extraordinarias.[38] Otro caso excepcional es el de Daniel Tammet, quien fue diagnosticado con Asperger. Desarrolló una inusual combinación de sinestesia y *savantismo* después de una serie de ataques epilépticos durante su infancia. La sinestesia es la mezcla de los sentidos, en Daniel se manifiesta porque él asocia cada número hasta 10000 con un color y una textura únicos, ocasionalmente también los relaciona con un sentimiento o emoción. Al manipular los números visualizados de esta forma, Daniel puede calcular con la velocidad y exactitud de una computadora y actualmente tiene el récord británico y europeo de recitación de decimales de π con 22 514 lugares: un récord que logró en sólo cinco horas. Su sinestesia se extiende también a las palabras; después de un reto que le propuso un productor de televisión, Daniel aprendió una de las lenguas más difíciles, el islandés, en una semana, con suficiente fluidez para ser entrevistado en vivo en la lengua de la televisión islandesa: de tal forma que uno de los islandeses describió la capacidad lingüística de Daniel como "inhumana".[39] Queda claro que el estilo cognitivo de los autistas prodigio es más parecido al de una computadora que al de una persona y se podría describir como "mecanístico", más que mentalístico por su calidad.

La física popular es una habilidad intuitiva para entender los principios físicos involucrados en sistemas mecánicos y máquinas y, como tal, es el epítome de la cognición mecanística. Cuando se les hicieron pruebas de física popular, los casos de Asperger se desempeñaron significativamente mejor que niños normales de la misma edad, a pesar de que en pruebas comparables de psicología popular los niños autistas tuvieron un desempeño peor. Aunque el experimento no pudo determinar si la física y psicología populares eran independientes una de la otra o si tienen una relación inversa, sí demostró una superioridad significativa de los niños con Asperger en el caso de la física popular. De hecho, la fascina-

[37] D. A. Treffert, *Extraordinary people: Understanding savant syndrome,* iUniverse, Lincoln, Nebraska, 2000; D. A. Treffert y D. D. Chirstensen, "Inside the mind of a savant", *Scientific American,* 293, 2005, pp. 88-91.

[38] D. A. Treffert, *supra,* n. 35.

[39] D. Tammet, *Born on a blue day: A memoir of Asperger's and an extraordinary mind,* Hodder & Stoughton, Londres, 2006, p. 226.

ción con máquinas de todo tipo se encuentra frecuentemente en autistas, es casi seguro que ésta es otra manifestación de la misma preferencia por objetos inanimados, cosa que han indicado los investigadores.[40]

De acuerdo con un estudio de 919 familias con niños con autismo o síndrome de Asperger, en el que se enlistaron las profesiones de los progenitores, los progenitores de los niños con TEA trabajaban como ingenieros con el doble de frecuencia que los padres en cualquiera de los otros cuatro grupos de control, de niños con Tourette o con síndrome de Down. El test del Cociente de Espectro Autista o AQ, consiste de 50 preguntas sobre la habilidad social, la capacidad de cambiar el objeto de atención, la atención a los detalles, la comunicación y la imaginación. Cincuenta y ocho adultos con síndrome de Asperger, 174 controles elegidos de forma aleatoria, 840 estudiantes de la Universidad de Cambridge y 16 ganadores de la Olimpiada de Matemáticas del Reino Unido recibieron un cuestionario por correo. Los resultados mostraron que la mayoría de las personas con síndrome de Asperger tuvo una calificación mayor a 32 (de un máximo de 50). Resulta interesante que entre los alumnos de la Universidad de Cambridge aquellos en ciencias y tecnología tuvieron un AQ más alto en comparación con los de artes y humanidades. Los matemáticos tuvieron las calificaciones más altas —20 de 50— y fueron seguidos por ingenieros, científicos de computación y físicos. Entre los científicos, los biólogos y médicos tuvieron las calificaciones más bajas, 14 de 50.[41] Estos resultados sugieren que la mentalización es independiente del coeficiente intelectual, de la función ejecutiva (planeación y priorización) y el razonamiento sobre el mundo físico: o lo que se podría llamar *cognición mecánica.* Los investigadores concluyen que parece haber un vínculo débil pero significativo entre el autismo y la ingeniería.[42] Este tipo de hallazgos

> también podrían ayudar a explicar por qué una condición como el autismo persiste en el acervo genético de la población: los mismos genes que llevan a un individuo a tener un hijo con autismo pueden generar un funcionamiento superior en el dominio de la física popular. La ingeniería y las habilidades de la física popular han transformado la forma en que vive nuestra especie *[sic],* sin duda para bien. Sin estas habilidades, el *Homo sapiens* seguiría siendo preindustrial.[43]

[40] S. Baron-Cohen, S. Wheelwright, A. Spong *et al.,* "Are intuitive physics and intuitive psychology independent? A test with children with Asperger syndrome", *Journal of Developmental and Learning Disorders,* 5, 2001, pp. 47-78.

[41] S. Baron-Cohen y L. Else, "In a different world", *New Scientist,* 14 de abril de 2001.

[42] S. Baron-Cohen, S. Wheelwright, V. Stone y M. Rutherford, "A mathematician, a physicist and a computer scientist with Asperger Syndrome: Performance on folk psychology and folk physics tests", *Neurocase,* 5, 1999, pp. 476-483.

[43] S. Baron-Cohen, S. Wheelwright, C. Scott *et al.,* "Is there a link between engineering and autism?", *Autism,* 1, 1997, pp. 106-107.

Si esto es así, entonces la esquizofrenia sólo es la enfermedad que nos hizo *medio* humanos. Como sugiere la cita anterior, se puede afirmar algo similar en el caso de los genes involucrados con TEA donde se observa lo que se podría llamar cognición mecanística (en lugar de mentalística). Parte de la explicación de la paradoja de por qué las enfermedades mentales como el autismo y la esquizofrenia tienen causas genéticas puede, por lo tanto, ser el hecho de que los mismos genes que producen estas condiciones patológicas también respaldan los dos sistemas cognitivos de los que depende la preeminencia humana: la cognición mecanística y la mentalística. Una nos dio nuestra sociedad, cultura, lenguaje y habilidad para empatizar e interactuar con la mente de otros; la otra nos dio la ciencia, la tecnología y las habilidades manuales, mecánicas y técnicas de las que depende nuestra civilización. Si este punto de vista es correcto, el autismo, las psicosis y la esquizofrenia son el precio que debemos pagar por adaptaciones cognitivas necesarias.[44]

Tal vez estas ideas pueden explicar en parte la aparente epidemia de TEA. En 1993 se diagnosticaron 4911 casos de TEA en Silicon Valley (Santa Clara County, California). En 1999 el número de casos sobrepasó los 10000 y en 2001 se reportaron 15 441; cada día se agregaban siete; 85% de estos casos eran niños. Además, este tipo de sitios no se limitan a California: hay casos comparables en Cambridge en Inglaterra. Debido a que los empleos en Silicon Valley y en Cambridge están relacionados con la ingeniería electrónica y la computación, y debido a que en ambos lugares hay igualdad laboral entre hombres y mujeres (y por tanto ambos progenitores trabajan en estas industrias), la explicación más probable es el llamado *emparejamiento selectivo.* Este hallazgo es el más respaldado, y también encuentra respaldo en la idea de que las personas tienden a casarse con parejas con las que tienen mucho en común. En otras palabras, parece que los déficits mentalísticos de las personas con habilidades matemáticas, computacionales o ingenieriles se mezclan en sus hijos por medio de la herencia de ambos progenitores.[45] Se están realizando investigaciones que confirmarán esta conclusión, pero actualmente ya los primeros resultados sugieren que es mucho más probable que las madres de niños con autismo tengan una mentalidad más tecnológica de lo normal.[46]

[44] C. R. Badcock, "Mentalism and mechanism: The twin modes of human cognition", Prepublicación del capítulo 5 en C. Crawford y C. Salmon (eds.), *Human nature and social values: Implications of evolutionary psychology for public policy,* Lawrence Erlbaum Associates, Londres, 2002/2004, pp. 99-116.

[45] J. N. Constantino y R. D. Todd, "Intergenerational transmission of subthreshold autistic traits in the general population", *Biological Psychiatry,* 57, 2005, pp. 655-660; S. Silberman, "The geek syndrome", *Wired,* 2001, p. 9.

[46] S. Baron-Cohen, "The assortative mating theory", *Edge,* 158. Recuperado el 6 de abril de 2005 de <http://www.edge.org/documents/archive/edge158.html>.

Estilos cognitivos opuestos, mentalístico y mecanístico, en la psicosis y el autismo

Ideas como ésta podrían explicar por qué los genes para los TEA y la psicosis, como la esquizofrenia, existen en el acervo genético humano y por qué el número de individuos diagnosticados con autismo aumenta en ciertos lugares. Pero aún debemos investigar cómo y por qué los síntomas autísticos o psicóticos se producen en los individuos; también debemos explicar el extraño patrón no mendeliano de su herencia. Se puede empezar por estudiar los síntomas de los dos tipos de desórdenes de manera más detallada.

El investigador de primates Daniel Povinelli señala que la idea de la capacidad de percibir la mirada ajena es fundamental para "la pregunta sobre la teoría de la mente —al menos en términos de nuestra comprensión humana de la mente—" o, en otras palabras, en términos de lo que se puede llamar *mentalismo.*[47] Él añadió que "la mayoría de nuestras interacciones sociales empiezan con la determinación del estado de atención de la persona con la que nos comunicamos, y desde ese punto en adelante monitoreamos constantemente su atención a lo largo de la interacción; nada puede interrumpir una interacción social con mayor rapidez que el darse cuenta de que alguien ya no te está mirando".[48] De hecho, los ojos muchas veces se consideran "las ventanas del alma" y la detección de la dirección de la mirada de una persona y la percepción de los cambios de atención se han descrito como "los ejes de la cognición social".[49] Se ha propuesto que los niños pequeños experimentan el "encuentro de mentes" que epitomiza en mentalismo cuando cambian su atención para juntarla con la de alguien más cuando este otro apunta su atención con la mirada.[50] En otras palabras, los ojos guían y la mente los sigue y lo que en primera instancia parecía un efecto secundario de la vida social o un detalle trivial de la misma —la dirección de la mirada— ahora se empieza a considerar una adaptación estratégica central y fundamental. De hecho, la dirección de la mirada es una mejor medida de la habilidad para mentalizar que la respuesta verbal estándar en pruebas de creencias falsas y es mucho más efectiva para discernir entre niños autistas y niños no autistas.[51] Sin embargo, el déficit no es simplemente perceptual: los niños autistas, al com-

[47] C. R. Badcock, *supra,* n. 44, p. 4.

[48] D. J. Povinelli, *Folk physics for apes: The chimpanzee's theory of how the world works,* Oxford University Press, Oxford, 2000, p. 20.

[49] R. Langdon, T. Corner, J. McLarena *et al.,* "Attention orienting triggered by gaze in schizophrenia", *Neuropsychologia,* 44, 2006, pp. 417-429.

[50] S. Baron-Cohen, *Mindblindness: An essay on autism and theory of mind,* MIT Press, Cambridge, 1995, pp. 38-58.

[51] U. Frith, *Autism: Explaining the enigma,* 2ª ed., Blackwell, Oxford, 2003, p. 105.

pararse con grupos de control, muestran respuestas de sus reflejos similares a los cambios de dirección de la mirada en experimentos de laboratorio. Como los chimpancés, los niños autistas pueden seguir un cambio en dirección en la mirada de alguien que indica la ubicación de un objeto. Esto niega la posibilidad de que los déficits autistas en monitoreo de la mirada se puedan explicar simplemente como un impedimento perceptual de la respuesta a los movimientos de ojos de otros. Pero también, como los chimpancés, los niños autistas no intentan, al parecer, interpretar o entender el significado de estos cambios en términos mentales (como la atención o la emoción).[52]

En cambio, la sensación de ser observado o vigilado es común en la esquizofrenia paranoide. Un esquizofrénico objetó al "lenguaje-de-ojos" que usó el juez que lo examinó y al hecho de que "antes de que entrara a mi departamento alguien siempre tenía que molestarme con una mirada insignificante",[53] mientras que otro señaló que siempre era monitoreado por una "máquina-vigilante".[54] De hecho, el delirio de ser vigilado, observado o espiado es tan común en la esquizofrenia paranoide que Harry Stack Sullica, un psiquiatra conocido por tratar esquizofrénicos, le recomendó a sus colegas sentarse a un lado de sus pacientes en lugar de frente a ellos, no verlos directamente y hablarles en tercera persona. Recientes experimentos en laboratorios han generado por primera vez evidencia directa de que la gente con esquizofrenia es particularmente sensible a la dirección de la mirada de otras personas. Además, los investigadores señalan que los déficits sociales que se observan en la esquizofrenia podrían ser el resultado de esta supersensibilidad, en particular en su incapacidad para inferir adecuadamente lo que una persona podría estar pensando.[55] En otras palabras, tanto la sensibilidad excesiva como la insensibilidad pueden provocar déficits perceptuales. Esto claramente sucede en el caso de la sensibilidad a la luz o al sonido que causa discapacidades visuales o auditivas, y puede ocurrir con la misma facilidad en relación con las inferencias sociales: el efecto de demasiada sensibilidad puede ser tan negativo como el de muy poca sensibilidad.

La observación atenta y la interpretación de la mirada de otras personas conlleva de forma natural la interpretación de sus intenciones; por ejemplo, cuando una persona ve a alguien esto indica que tiene un interés en esa persona. En el caso de observación de la mirada, los autistas son sintomáticamente

[52] A. Senju, Y. Tojo, H. Dairoku y T. Hasegawa, "Reflexive orienting in response to eye gaze and an arrow in children with and without autism", *Journal of Child Psychology and Psychiatry,* 45, 2004, pp. 445-458; J. Swettenham, S. Condie, R. Campbell *et al.,* "Does the perception of moving eyes trigger reflexive visual orienting in autism?", en U. Frith y E. Hill (eds.), *Autism: Mind and brain,* Oxford University Press, Oxford, 2004, pp. 89-107.

[53] K. Jaspers, *General psychopathology,* Manchester University Press, Manchester, 1962, p. 101.

[54] L. A. Sass, *supra,* n. 3, p. 235.

[55] R. Langdon, T. Corner, J. McLarena *et al., supra,* n. 49.

inhábiles en esta capacidad básica y es frecuente que no entiendan situaciones simples. Frecuentemente las personas autistas no entienden señales dirigidas a ellos que usualmente serían obvias o claras, y son inhábiles en la interpretación de expresiones faciales, lenguaje corporal y al juzgar los múltiples significados de las cosas que dicen y hacen los demás. En el caso de la lengua, lo anterior se debe a que los humanos usualmente no usan las palabras en un sentido completamente literal y esperan que las interacciones cobren sentido para el hablante gracias al contexto: el estado mental, sus conocimientos y creencias. De manera consecuente, las personas con TEA tienden a usar la lengua de manera más literal de lo normal y no interpretan de forma correcta conversaciones cuyos significados dependen del entendimiento de una expresión relacionada con las intenciones o el punto de vista de otra persona. Por ejemplo, una joven mujer autista puso pintura sobre las flores en una clase de arte en lugar de retratarlas en un lienzo cuando se le pidió que "pintara unas flores"; otra se asustó cuando le dijeron que dormiría "en el tren" cuando lo que se quiso expresar es que dormiría en una cama dentro de un tren. Las familias con niños autistas a los que se les ha enseñado a contestar el teléfono señalan que cuando estos niños contestan el teléfono y se les pregunta: "¿Se encuentra fulano?", ellos responden simplemente "sí" y luego cuelgan el teléfono; queda claro que piensan que una respuesta a la pregunta es todo lo que se requiere en esta situación.[56] Otro ejemplo común es el siguiente pasaje de la autobiografía de un autista: "En el tercer grado recuerdo que un compañero de la escuela me dijo que se sentía como pizza. [En inglés, la expresión *I feel like pizza* es una forma informal de decir 'quiero pizza' o 'se me antoja una pizza'.] No pude entender por qué mi compañero se sentía como una pizza".[57] Todas las dificultades para entender o responder a las emociones o expresiones ajenas, verbales o de otros tipos, son en realidad dificultades para interpretar de forma correcta las intenciones ajenas, al menos si asumimos que la intención de cualquier comunicación expresiva es que ésta se entienda. En este sentido, los déficits mentalistas en la lengua y en las habilidades conversacionales, característicos de los autistas, se pueden pensar como síntomas de una incapacidad para interpretar las intenciones ajenas.

Sin embargo, en los psicóticos se puede encontrar exactamente lo opuesto: una sobreinterpretación de las intenciones. Puede tener dos tipos, dependiendo de si la intención que se detecta es positiva o negativa. Un paciente esquizofrénico ilustra ambos en este pasaje: "Apenas salí de mi casa cuando alguien que me acechaba y miraba fijamente trató de hacerme tropezar con un ciclista que pasa-

[56] R. Houston y U. Frith, *Autism in history: The case of Hugh Blair of Borgue,* Blackwell, Oxford, 2000, p. 113.

[57] S. Shore, *Beyond the wall: Personal experiences with autism and Asperger Syndrome,* Autism Asperger Publishing Co., Shawnee Mission, 2001, p. 53.

ba; pasos después una niña con uniforme escolar me sonrió para alentarme".[58] La sobreinterpretación positiva de las intenciones ajenas (de la sonrisa de la niña) indica una condición llamada erotomanía, también conocida como "síndrome de Clérambault".[59] Este término describe a un sujeto que cree que otros lo desean o aman y la mayoría de las personas afectadas son mujeres.[60] Sin embargo, la sobrevaloración negativa de las intenciones es más común en los esquizofrénicos (y en particular en hombres) y se puede observar en los delirios de persecución que frecuentemente afectan a muchos psicóticos paranoides (a veces se observa también la erotomanía).

Otro déficit autista se encuentra en el mecanismo de atención compartida. La gente autista usualmente no se involucra en conversaciones o actividades grupales porque no logran entender el elemento de actividad psicológica colectiva que estas situaciones conllevan de forma inevitable.[61] De nuevo, los paranoicos se caracterizan por ser mentalísticos en extremo y muchas veces imaginan que las actividades grupales son conspiraciones contra ellos. Los delirios paranoicos de conspiración se pueden pensar como fantasías elaboradas a partir de los mecanismos de atención compartida que les permiten a las personas normales entender lo que sucede en grupos, juntas y reuniones sociales de todo tipo. Aunque para los autistas resulta difícil entender lo que pasa en un grupo y pocas veces reflexionan al respecto o ponen atención, los psicóticos paranoides ponen demasiada atención en los grupos y muchas veces ven conspiraciones en todos lados e imaginan que todos hacen intrigas a sus espaldas: una tendencia que fácilmente puede reforzar sensaciones de persecución al producir delirios severos y muy elaborados.

En cambio, y gracias a sus déficits en mentalismo, las personas con tendencias autistas no sólo no logran entender la terminología mental por completo, sino que muchas veces son realmente inmunes a sus efectos, de tal forma que la gente los percibe como insensibles, egocéntricos e indiferentes hacia los deseos y necesidades de otras personas. De hecho, más que escuchar voces imaginarias como los psicóticos, una queja común de los autistas es que muchas veces parecen no escuchar las voces reales, por lo que se piensa, de manera equivocada, que son sordos. De acuerdo con un autista, "el autismo me permite escuchar las

[58] K. Jaspers, *supra,* n. 53, p. 101.

[59] G. G. de Clérambault, "Les psychoses passionelles", en J. Fretet (ed.), *Œuvre Psychiatrique,* vol. 1, Presses Universitaires de France, París, 1942, pp. 323-433.

[60] American Psychiatric Association, *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders,* 4ª ed., American Psychiatic Association, Washington, 2000, pp. 324-325.

[61] S. Leekam y C. Moore, "The development of attention and joint attention in children with autism", en J. A. Burack, C. Carman, N. Yirmiya y P. R. Zelazo (eds.), *The development of autism: Perspectives from theory and research,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, Nueva Jersey, 2001, pp. 105-129.

palabras de otras personas, pero no me permite entender lo que estas palabras significan; o el autismo me permite decir palabras sin entender lo que estoy diciendo o pensando".[62]

Otra manifestación de la tendencia psicótica a mentalizar en exceso es lo que se ha llamado la *ideación mágica.* La escala de ideación mágica desarrollada en la Universidad de Wisconsin presenta un cuestionario que le pide a quienes lo responden que digan si están de acuerdo o no con ciertas afirmaciones. Estas afirmaciones van desde supersticiones que podrían considerarse lugares comunes (como "los horóscopos están en lo correcto con demasiada frecuencia para ser sólo coincidencia") hasta algunas con un tono particularmente ilusorio; estas últimas van desde la erotomanía ("a veces siento que extraños que pasan cerca están enamorados de mí") hasta la paranoia más convencional ("a veces he sentido que hay una presencia maligna a mi alrededor"). También han incluido muchas afirmaciones respaldadas por religiones convencionales ("Me he preguntado si los espíritus de los muertos pueden influir en los vivos"), creencias en lo paranormal ("creo que podría aprender a leer las mentes de otras personas si quisiera") o incluso vida extraterrestre ("el gobierno rehúsa decirnos la verdad acerca de los platillos voladores").[63] Los estudiantes que tuvieron un puntaje alto en la escala tenían más síntomas psicóticos que los estudiantes con puntajes bajos y en una investigación de pacientes psiquiátricos aquellos con esquizofrenia tenían un puntaje de ideación mágica más alto que los pacientes no esquizofrénicos o los grupos de control. Un estudio longitudinal de 78000 estudiantes reveló que los estudiantes que obtuvieron un puntaje alto de ideación mágica tenían más síntomas de esquizotipia y otros trastornos relacionados con la esquizofrenia una década después y registraron más experiencias psicóticas que otros. Diez años después el número de personas que había desarrollado alguna forma de psicosis era mucho mayor en el grupo que había tenido un puntaje alto en la escala de ideación mágica.[64]

Estos hallazgos tienen mucho sentido si se considera el hecho de que es inevitable que el pensamiento mentalístico (que es perfectamente veraz y aplicable en su marco psicológico apropiado) genere delirios si se sustituye por cognición mecanística, objetiva del mundo físico. Sin embargo, la intención fácilmente se puede extender más allá de su dominio mental. Otra de las afirmaciones del cuestionario de ideación mágica dice: "He sentido que podría causar que algo suceda sólo al pensar mucho al respecto". Un ejemplo se encuentra en una afir-

[62] D. Williams, *Somebody somewhere,* Jessica Kingsley, Londres, 1994, p. 207.

[63] M. Eckblad y L. J. Chapman, "Magical ideation as an indicator or schizotypy", *Journal of Consulting and Clinical Psychology,* 51, 1983, pp. 215-225.

[64] L. J. Chapman, J. P. Chapman, T. R. Kwapil *et al.,* "Putatively psychosis prone subjects ten years later", *Journal of Abnormal Psychology,* 103, 1994, pp. 171-183.

mación famosa de un psicótico paranoide de que "el clima en cierta medida depende de mis acciones y pensamientos; tan pronto como dejo de pensar, o en otras palabras, detengo una actividad que prueba la existencia de la mente humana, como jugar ajedrez en el jardín, el viento empieza a soplar". El mismo individuo concluyó que "todo lo que pasa tiene que ver conmigo".[65] Otros esquizofrénicos afirman que "cuando mis ojos son azules brillantes, el cielo se torna azul" o que "todos los relojes del mundo sienten mi pulso", mientras que otro recuerda que "yo realmente pensé que el mundo giraba en torno de mí [...] como si todo estuviera hecho para mí".[66]

Estos *delirios de referencia,* como usualmente se llaman, se pueden pensar como exageraciones de la creencia normal de que uno es el agente responsable por las intenciones propias. Estos delirios son el resultado de una exageración de la cognición mentalística fundamental de que los actos externos conscientes pueden tener efectos que no podrían ser causados por la mente, por las intenciones o la conducta. De hecho, muchos delirios de referencia son casi megalomanía; los esquizofrénicos afirman que "todo desde lo más grande hasta lo más pequeño está contenido en mí".[67] Autores importantes señalan que "el yo se identifica con el Todo. El paciente no sólo es alguien más (Cristo, Napoleón, etc.), sino simplemente el Todo. El paciente experimenta su vida como si fuera la vida de todo el mundo, cree que su fuerza sostiene el mundo y vitaliza el mundo".[68]

En cambio, los autistas usualmente se sienten desvalorados. Por ejemplo, los niños autistas muchas veces cometen errores con los pronombres; muchas veces se refieren a sí mismos como "tú" y a sus madres como "yo". Sin embargo, los grupos de control, formados de personas con trastornos de lenguaje, no cometen errores similares a pesar de sus discapacidades.[69] Tres hombres autistas jóvenes con coeficiente intelectual normal pero con varios grados de deficiencia mentalística grabaron sus pensamientos en momentos particulares pero impredecibles durante un día normal (se les señalaba cuándo grabar con un dispositivo que cargaban). Lo que les sorprendió a los autores de los informes fue que los jóvenes describieron sus experiencias internas en términos literales y visuales y parecían no tener imaginería verbal o de otros tipos. Los jóvenes comentaron muy poco (o no comentaron) sobre los eventos que describieron, lo cual reflejaba las reacciones de los sujetos ante los eventos de su vida diaria. Estos hallazgos pare-

[65] D. P. Schreber, *Memoirs of my nervous illness,* trad. I. Macalpine y R. A. Hunter, New York Review of Books, Nueva York, 2000, pp. 22, 233.

[66] K. Jaspers, *supra,* n. 53, pp. 101-102.

[67] L. A. Sass, *supra,* n. 3.

[68] K. Jaspers, *supra,* n. 53, p. 296; citando a Hilfiker.

[69] S. Baron-Cohen, "Are autistic children 'behaviourists'? An examination of their mental-physical and appearance-reality distinctions", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 19, 1989, pp. 579-600.

Cuadro ix.1. *Características opuestas del autismo y la psicosis*

Autismo/síndrome de Asperger	*Psicosis/esquizofrenia paranoide*
Déficit de observación de la mirada	Delirios de ser vigilado o espiado
Sordera aparente/insensibilidad a voces	Alucinación o hipersensibilidad a las voces
Déficit de atención compartida	Delirios de conspiración
Déficit de detección de intenciones	Erotomanía/delirio de persecución
Déficit de teoría de la mente	Ideación mágica/delirio de referencia
Déficit de autoconcepto/sentido de agencia	Megalomanía/delirios de grandeza
Edad de comienzo en la infancia	Edad de comienzo en la adultez

cen respaldar otras investigaciones que sugieren que cuando los niños pueden referir sus estados mentales también pueden reconocer los estados psicológicos de otros; pero que cuando no pueden referir y entender los estados mentales de otros, tampoco pueden entender o identificar los estados mentales propios.[70] En otras palabras, "es imposible construir un autoconcepto sin tener una sólida teoría de la mente de los otros".[71]

Se podrían resumir estos hallazgos al decir que, aunque los TEA se caracterizaron por déficits en mentalismo (hipomentalismo), los psicóticos representan lo opuesto y son sintomáticamente hipermentalísticos. Además, los conceptos de hipo e hipermentalismo explican una cosa más: la edad de comienzo de los padecimientos. Lo más común es que el autismo comience en la infancia, pero la esquizofrenia empieza en la adolescencia o la adultez; hasta ahora, esta diferencia no ha tenido una explicación obvia. Pero el hecho de que se tienen que desarrollar habilidades mentalísticas normales antes de poder sobredesarrollarlas hasta el punto de la psicosis explica por qué los déficits mentalísticos del autismo son aparentes en la infancia y los hipermentalísticos de la psicosis sólo son completamente aparentes mucho después.[72]

[70] U. Frith y F. Happé, "Theory of mind and self-consciousness: What is it like to be autistic?", *Mind and Language,* 14, 1999, pp. 23-32.

[71] M. Fitzgerald, *supra,* n. 30, p. 84.

[72] Véase cuadro ix.1 y recuadro ix.1.

La impronta genética del cerebro

¿Cómo se puede explicar el patrón antitético que muestra el cuadro IX.1? De acuerdo con la llamada teoría de la impronta genética del cerebro, las paradojas se pueden explicar en términos de la expresión de los genes y no simplemente su herencia. Los *genes impresos* son aquellos que sólo se expresan cuando se heredan de uno de los progenitores y no del otro. El ejemplo clásico de un gen impreso es el IGF2, un factor de crecimiento que normalmente sólo se expresa cuando se hereda del padre, pero que es reprimido si se hereda de la madre. De acuerdo con la teoría más aceptada, los genes como el IGF2 son reprimidos por las madres mamíferas porque sólo éstas tienen que pagar los costos asociados con gestar y parir descendientes grandes. El padre, por otro lado, gana todo el beneficio de descendientes de mayor tamaño, sin tener que asumir un costo. Por tanto, su alelo se expresa. Si también se expresa el alelo IGF2 de la madre, se observa el síndrome de Beckwith-Wiedemann. Los bebés con Beckwith-Widemann son una vez y media más grandes y tienen un crecimiento excesivo durante la adolescencia además de otros síntomas de crecimiento excesivo, como tumores. Lo normal es que el alelo del IGF2 de la madre se reprima, o está silenciado debido a la impronta genética. Pero si ambos alelos de este gen están silenciados, el resultado es opuesto: hay una retardación del crecimiento pre y posnatal: el síndrome de Silver-Russel.

Los genes activos paternos favorecen el crecimiento en mayor medida que los genes activos maternos y se expresan considerablemente en la placenta, un órgano diseñado primordialmente para extraer recursos de la madre. De hecho, un embrión anormal que tiene una doble representación de los genes paternos y no tiene genes maternos resulta en una proliferación masiva de la placenta sin que se desarrolle un feto.[73] La placenta humana es la más invasiva de todas las placentas en los mamíferos y en algunos casos puede ser tan invasiva que perfora el útero, lo cual mata a la madre. Las células que se originan en la placenta ensanchan de forma agresiva las arterias de la madre al romper sus paredes y debilitarlas, de tal forma que se distienden y así incrementan el flujo sanguíneo a las cavidades que la placenta excava para recibir la sangre. Los genes activos paternos en el feto y la placenta también incrementan la presión sanguínea y los niveles de azúcar en la sangre para beneficio del feto.[74]

El conflicto entre los genes maternos y paternos puede continuar después del nacimiento. El síndrome de Prader-Willi afecta alrededor de uno de 15000

[73] G. Newton, "The case of the biparental mole", *Wellcome News,* 2001, pp. 18-19.

[74] D. Haig, "Genetic conflicts of pregnancy and childhood", en S. C. Stearns (ed.), *Evolution in health and disease,* Oxford University Press, Oxford, 1999, pp. 77-90.

RECUADRO IX.1. ¿LA PSICOTERAPIA PUEDE AYUDAR?

Se puede tener cierto éxito con niños autistas al enseñarles a leer la mente; en otras palabras, a compensar por su ceguera mental al enseñarles habilidades mentalísticas explícitas. Si de verdad es cierto que la psicopatía es el opuesto del autismo, lo consecuente es que valdría la pena intentar lo opuesto del psicoanálisis: enseñarles a los psicópatas las habilidades opuestas que se les enseñan a los autistas. Hay evidencia de que incluso individuos normales que han sufrido pérdidas, al evitar mentalizar sus pérdidas redujeron los síntomas de dolor después de 14 meses y definitivamente no los incrementaron, como la sabiduría freudiana convencional predeciría. El evitar pensamientos y emociones desagradables, en otras palabras, no es necesariamente tan malo.[a] De hecho, de acuerdo con un recuento bastante reciente de las investigaciones en este campo, a pesar de la afirmación de que la falta de duelo es patológica y el frecuente respaldo de médicos clínicos de la existencia de las llamadas reacciones de duelo retrasado, hay poca evidencia que indique que la expresión de emociones tiene un efecto benéfico después de una pérdida. Por el contrario, hay evidencia de que impide un duelo sano.[b]

Lo mismo podría aplicarse en otros tipos de experiencias traumáticas. En una encuesta en línea de una gran muestra nacional de estadunidenses, los investigadores evaluaron la respuesta de las personas a los ataques terroristas del 11 de septiembre de 2001; comenzaron inmediatamente después del suceso y continuaron por dos años. La investigación no respaldó la conjetura común de que elegir no expresar los pensamientos y sentimientos después de un trauma colectivo sea dañino y pronostique consecuencias futuras negativas. En lugar de eso, se observó un patrón completamente opuesto. Los investigadores encontraron que la gente que eligió no expresar sus sentimientos después del evento tuvo menos síntomas negativos de salud mental y física que las personas que escogieron sí expresar sus sentimientos. Cuando los investigadores evaluaron la duración de las respuestas de aquellos que eligieron expresar sus pensamientos y sentimientos encontraron un patrón similar: sí tenían peor salud mental y física que los que expresaron menos y no había otro factor que pudiera explicar este efecto. Concluyeron que "a diferencia de la conjetura común, esta investigación demuestra que los individuos que eligen no expresar sus pensamientos y sentimientos inmediatamente después de un trauma colectivo logran hacer un duelo exito-

[a] G. Bonanno, A. Holen, D. Keltner y M. J. Horowitz, "When avoiding unpleasant emotions might not be such a bad thing: Verbal-autonomic response dissociation and midlife conjugal bereavement", *Journal of Personality and Social Psychology,* 69, 1990, pp. 975-989.

[b] M. D. Seery, R. C. Silver, E. A. Holman *et al.,* "Expressing thoughts and feelings following a collective trauma: Immediate responses to 9/11 predict negative outcomes in a national sample", *Journal of Clinical Psychology,* 76, 2008, p. 658.

nacimientos y es causado por la pérdida o el silenciamiento de genes heredados del padre en el cromosoma 15 al recibir ambas copias de este cromosoma de la madre, o al perder parte de la copia paterna.[75] La lista de síntomas incluyen la pérdida de apetito, poca habilidad de succionar, un llanto débil, inactividad y somnolencia, un alto umbral del dolor y una tendencia reducida de vómito.[76] En cambio, en el síndrome de Angelman (contrario al de Prader-Willi) sólo el cromosoma paterno 15 está presente en su totalidad y los genes maternos involucrados en el síndrome de Prader-Willi están ausentes.[77] Los síntomas incluyen

[75] R. D. Nicholls, S. Saitoh y B. Horsthemke, "Imprinting in Prader-Willi and Angelman syndromes", *Trends in Genetics,* 14, 1998, pp. 194-200.

[76] U. Franke, J. A. Kerns y J. Giacalone, "The SNRPN gene Prader-Willi syndrome", en R. Ohlsson, K. Hall y M. Ritzen (eds.), *Genomic imprinting: Causes and consequences,* 1995, pp. 309-321.

[77] R. D. Nicholls, S. Saitoh y B. Horsthemke, *supra,* n. 75.

so y de hecho es mucho más probable que logren superarlo en comparación con los individuos que sí expresan sus pensamientos y sentimientos".[c]

Este tipo de hallazgo sugiere que una clara estrategia terapéutica debería tratar de inducir a los psicóticos hipermentalísticos a ser menos mentalísticos (o, si se prefiere, más autistas) y a intentar de forma consciente evitar sobreinterpretar las cosas. Se podría alentar a los esquizofrénicos paranoides a reducir su sensibilidad a la mirada o a evitar sobreinterpretar las palabras, expresiones y conductas de otras personas; a evitar pensar demasiado en las intenciones de los demás; a desconfiar del pensamiento mágico y megalómano y demás. De hecho, se podrían generar beneficios de la psicoterapia computarizada para estos casos. El entrenamiento por computadora ayuda a los esquizofrénicos a desarrollar las habilidades cognitivas mecanísticas encontradas en el autismo, como la discriminación de tonos (que usualmente es perfecta en autistas);[d] y un recuento de la bibliografía del campo en 2001 concluyó que la gente que recibe tratamientos por computadora tienen buenos o mejores resultados que los grupos de control tratados por psicoterapeutas.[e] Una razón pudo ser que la computadora no hipermentaliza, cosa que muchas veces hacen los psicoterapeutas humanos. Interactuar con una máquina podría ser una experiencia benéfica para personas en el espectro psicótico porque sería un recordatorio del aspecto mecanístico de la realidad que para ellos es muy fácil menospreciar, e incluso puede hacer que su tipo de pensamiento sea más "autista" y por tanto les puede ayudar a compensar su tendencia hipermentalística.

Una estrategia similar ya se usa en la terapia cognitiva conductual (tcc), y muchos psicoterapeutas que usan la tcc o métodos similares ya usan un método parecido: de hecho, algunos pacientes descubren este método por su cuenta. Pero el psicoanálisis tiene una gran ventaja que la tcc no tiene: la persuasión de su aparentemente conocimiento profundo de la mente y del desarrollo mental. Las terapias modernas como la tcc, a diferencia de la psicoterapia, parecen ser más *ad hoc* y eclécticas y parecen no tener un cimiento teórico unificado. Pero si la teoría de la impronta genética del cerebro encontrara un respaldo fáctico, aunque fuera parcial, las cosas serían distintas: la tcc se podría reconstruir sobre una teoría con fundamentos más sólidos y con mucha más credibilidad que el psicoanálisis.

[c] *Ibid.,* p. 666.

[d] M. Fisher, C. Holland, K. Subramaniam y S. Vinogradov, "Neuroplasticity-based cognitive training in schizophrenia: An interim report on the effects 6 months later", *Schizophrenia Bulletin,* en producción.

[e] M. K. Jacobs, A. Christensen, J. R. Snibbe *et al.,* "A comparison of computer-based versus traditional individual psychotherapy", *Professional Psychology: Research and Practice,* 32, 2001, pp. 92-98.

amamantamiento prolongado, hiperactividad y estos niños se despiertan frecuentemente.

Aunque los niños con Prader-Willi o Angelman sufren de retraso, el del síndrome de Angelman es usualmente mucho más grave y el habla está ausente. Mientras que los pacientes con Prader-Willi tienen un umbral del dolor alto (y muchas veces se lastiman como resultado), los pacientes con Angelman tienen un umbral del placer bajo, a tal grado que los paroxismos de risa se enlistan como un síntoma en el diagnóstico de la enfermedad, que a veces se conoce como el *síndrome de la marioneta feliz.*[78] De nuevo, mientras que los niños con Prader-Willi tienen dos copias del cromosoma 15 de la madre, siempre son diagnosticados como psicóticos; como señalé al principio, los casos de Angelman se

[78] H. Angelman, " 'Puppet' children: A report on three cases", *Developmental Medicine and Child Neurology,* 7, 1965, pp. 681-688.

Cuadro ix.2. *Síntomas opuestos de los síndromes de Angelman y Prader-Willi*

Síndrome de Angelman	*Síndrome de Prader-Willi*
Amamantamiento prolongado	Amamantamiento deficiente
Llanto frecuente	Llanto débil
Hiperactividad/incapacidad para dormir	Inactividad/somnolencia
Umbral del placer bajo	Umbral del dolor alto
Tendencia al autismo	Tendencia a la psicosis

diagnostican como autistas en su conducta.[79] De hecho, hay un gran contraste en cuanto al apetito: los niños con Prader-Willi, aunque es difícil amamantarlos al principio, se convierten en comedores compulsivos e incontrolables y como consecuencia son obesos.[80]

Se podría decir que los síntomas del síndrome de Angelman (el amamantamiento prolongado, la hiperactividad y que se despierten frecuentemente) encarnan los peores miedos de las madres y no es coincidencia que se asocien con genes paternos expresados. La supresión de los genes paternos y la expresión de los genes maternos en los niños con Prader-Willi, por otro lado, podrían explicar por qué estos niños, a pesar de tener un retraso, son menos demandantes para las madres gracias a su letargo, somnolencia, llanto débil y amamantamiento pobre. De hecho, incluso la ingesta indiscriminada de alimento y la obesidad de los individuos con Prader-Willi de edad más avanzada puede respaldar esta interpretación. Esto se debe a que cuando estos rasgos evolucionaron en los cazadores-recolectores de la prehistoria, habrían hecho que los niños fueran más independientes de los recursos de su madre, en particular de la leche materna, y existe una mayor posibilidad de que sobrevivieran durante largos periodos de abandono gracias a sus grandes reservas de grasa.[81]

Vimos antes que la mayoría de los síntomas más sorprendentes de las enfermedades psicóticas, como la esquizofrenia paranoide, se podrían pensar como el completo opuesto de aquellas encontradas en el autismo. Una clara implicación es que, más que estar totalmente desconectadas, los TEA y la psicosis parecen representar polos opuestos de un espectro de mentalismo que va desde el extremo hipomentalista del autismo al extraño hipermentalista de los psicóticos. Pero ahora empezamos a ver más similitudes: este patrón de extremos opuestos de

[79] E. H. J. Cook, V. Lindgren, B. L. Leventhal *et al.*, "Autism or atypical autism in maternally but not paternally derived proximal 15q duplication", *American Journal of Human Genetics*, 60, 1997, pp. 928-934.

[80] D. Haig y R. Wharton, "Prader-Willi syndrome and the evolution of human childhood", *American Journal of Human Biology*, 15, 2003, pp. 320-329. Véase cuadro ix.2.

[81] *Idem.*

patologías también se puede observar en los síndromes de Prader-Willi y Angelman. Además, el hecho de que algunos casos de Angelman se diagnostican como autistas y algunos de Prader-Willi como psicóticos sugiere que un patrón de genes parentales activos opuestos puede ser la causa del autismo y la psicosis. Sin embargo, debido a que un gran número de genes en distintos cromosomas parecen estar involucrados y porque la expresión de genes relativa al progenitor de origen puede variar de un gen a otro y de un tejido a otro en el mismo individuo, se espera que el rango de síntomas en el autismo y la psicosis sea más grande que el rango de síntomas de Prader-Willi y Angelman, lo cual explica por qué las características opuestas que se muestran en el cuadro IX.1 (que no es exhaustivo) usualmente sólo se encuentran en algunos casos. El autismo es común en los síndromes de Rett, de Turner, X frágil, en la esclerosis tuberosa y, en algunas ocasiones, en muchas otras condiciones.[82] Los TEA también se pueden inducir ambientalmente por la talidomida prenatal, por infecciones virales y por el envenenamiento con etanol o ácido valproico durante el embarazo. El ácido valproico es un anticonvulsivo y se usa en el tratamiento de trastornos maniaco-depresivos; afecta la expresión de genes y cuando se le administra a ratones o ratas embarazadas en la etapa temprana de desarrollo fetal induce un equivalente del autismo en estos animales.[83] De hecho, todos estos factores podrían mediar efectos genéticos en los individuos por medio de la misma impronta genética que también causa los síndromes de Angelman y de Prader-Willi.

La totalidad de los mamíferos muestra diferencias notables entre los sexos en cuanto a conducta social; los humanos no son la excepción. En general, se observa que las hembras son más sociables, cooperativas y cariñosas que los machos, en particular en los primates.[84] Esto podría explicar por qué los genes de la madre parecen promover el mentalismo en los seres humanos y los de los del padre parecen motivar una conducta más egocéntrica. Desde un punto de vista evolucionista, cada uno de los descendientes de la madre tiene una parte igual de sus genes (la mitad). Pero la incertidumbre de paternidad, la desgracia de los mamíferos debido a la fertilización interna e invisible, que significa que los genes del padre no tienen una razón necesaria para encontrarse en ninguno de los otros descendientes de la mujer: "El bebé es de la madre, del padre... ¿quién sabe?" El resultado es que, desde un punto de vista evolutivo y genético, los genes activos paternos no tienen el mismo interés por la cooperación social y cohesión familiar que los de la madre. ¿Por qué un padre debería fomentar que sus

[82] K. J. Aitken, "Intersubjectivity, affective neuroscience, and the neurobiology of autistic spectrum disorders: A systematic review", *Keio Journal of Medicine,* 57, 2008, pp. 15-36.

[83] B. Crespi, K. Summers y S. Dorus, *supra,* n. 12.

[84] E. B. Keverne, "Primate social relationships: Their determinants and consequences", *Advances in the Study of Behavior,* 21, 1992, pp. 1-35.

descendientes cooperen con los otros descendientes de las otras parejas de la madre?[85]

De acuerdo con esta forma de entender las cosas, cualquiera de los factores que afectan la expresión de los genes antes o después del nacimiento pueden llevar el desarrollo a un extremo. Si sólo se toman en cuenta los factores genéticos, la teoría propone que una expresión incrementada de genes paternos como el IGF2 predispondrá al autismo y es bien sabido que la expresión de ese gen es mayor en individuos con TEA.[86] Esto tendrá como resultado las características que se enlistan en la figura IX.1: un peso mayor en el parto, una vulnerabilidad incrementada al cáncer (que es otra expresión del desarrollo excesivo) y un cerebro más grande en la infancia, con más materia blanca.[87] Además, la nutrición incrementada imitaría el efecto de genes como el IGF2 y predispondría al crecimiento, lo cual tal vez explica en parte el incremento exponencial reciente de TEA menos severos, como el síndrome de Asperger. Ciertamente, el hecho de que el peso de recién nacidos en Viena se incrementó a una cantidad sin precedentes durante la década de 1920 tal vez explica, en parte, por qué Asperger logró descubrir el síndrome que lleva su nombre durante las dos décadas posteriores.[88] Y debido a que todos los padres son necesariamente varones, la nueva teoría de la impronta genética del cerebro también se puede vincular con la teoría del cerebro masculino del autismo, que, de forma persuasiva, argumenta que los TEA usualmente se pueden relacionar con una exposición incrementada *in utero* a la testosterona y la lateralización cerebral característica de los varones.[89]

Entonces resulta significativo que lo que podemos llamar trastornos del espectro psicótico (TEP; como opuesto de los TEA) y la esquizofrenia, en particular, tienen una relación con las características enlistadas del otro lado del diagrama: bajo peso al nacer, una vulnerabilidad reducida al cáncer (¡a pesar de que los esquizofrénicos fuman mucho más!), cerebros adultos más pequeños con menos materia blanca. De manera correspondiente, así como una nutrición incrementada durante el embarazo o los primeros años de infancia pueden imitar los genes activos paternos como el IFG2 y causar una predisposición a los TEA; las condiciones contrarias (la mala nutrición durante el embarazo o los primeros años de vida) podrían predecir un incremento del riesgo de TEP; de hecho, al principio

[85] D. Haig, "Parental antagonism, relatedness asymmetries, and genomic imprinting", *Proceedings of the Royal Society B,* 264, 1997, pp. 1657-1662.

[86] C. R. Badcock y B. Crespi, "Imbalanced genomic imprinting in brain development: An evolutionary basis for the etiology of autism", *Journal of Evolutionary Biology,* 19, 2006, pp. 1007-1032.

[87] B. Crespi y C. Badcock, "Psychosis and autism as diametrical disorders of the social brain", *Behavioral and Brain Sciences,* 31, 2008, pp. 241-320.

[88] C. Badcock, *The imprinted brain: How genes set the balance between autism and psychosis,* Jessica Kingsley, Londres, 2009.

[89] B. Crespi y C. Badcock, *supra,* n. 87.

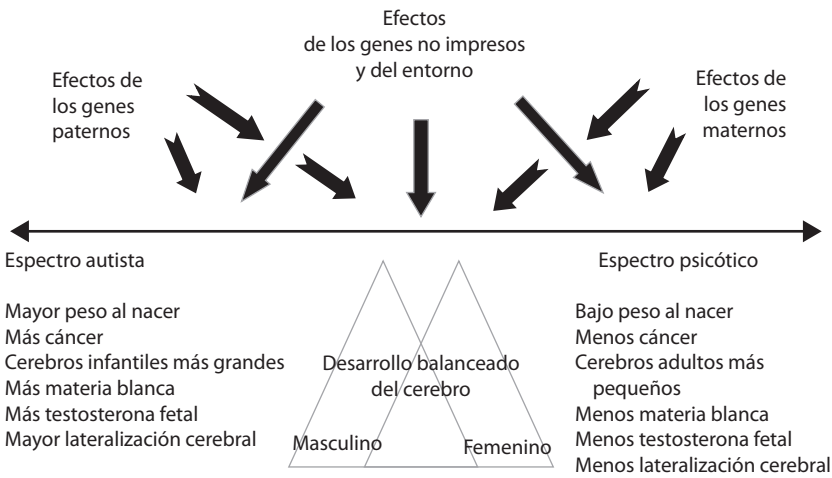


Figura ix.1. *La teoría de la impronta del cerebro.*

Fuente: Modificado de B. Crespi y C. Badcock, "Psychosis and autism as diametrical disorders of the social brain", *Behavioral and Brain Sciences,* 31, 2008, pp. 241-320.

vimos que esto es posible, al menos en el caso de la esquizofrenia. Y porque todas las madres son mujeres, la expresión incrementada de genes maternos también se relaciona con una reducción de la testosterona fetal y una lateralización menor del cerebro, una característica usual en las mujeres. Ciertamente, el hecho de que las hembras mamíferas tienen dos cromosomas X (XX) en contraste con los machos que sólo tienen uno (XY) significa que la expresión del gen del cromosoma X también está implicada. En casos donde hay un cromosoma X extra, el síndrome triple X (XXX) y el síndrome de Klinefelter (XXY), la presencia del cromosoma X extra resulta en características cerebrales similares a las encontradas en la esquizofrenia, así como un incremento notable en la vulnerabilidad a la psicosis: que es exactamente lo que predeciría la teoría.[90]

Otra predicción contraintuitiva de la teoría es que si todo esto es cierto, entonces la llamada epidemia de autismo debería suceder con un declive paralelo de la psicosis. Mejores condiciones de vida deberían provocar mejores condiciones durante el embarazo y esto, por sí mismo, debería reducir la incidencia de esquizofrenia, aunque tal vez sólo de forma marginal; cualquier otro factor ambiental o social debería funcionar de la misma forma, en particular si estos factores influencian el incremento de la incidencia de TEA. Resulta significativo ahora señalar que de hecho sí se ha registrado una disminución en los casos de

[90] C. Badcock, *supra,* n. 88; B. Crespi y C. Badcock, *supra,* n. 87; B. J. Crespi, K. Summers y S. Dorus, "Genomic sister-disorders of neurodevelopment: An evolutionary approach", *Evolutionary Applications,* 2, 2009, pp. 81-100. Véase también recuadro IX.2.

RECUADRO IX.2. ¿EL SÍNDROME DE ASPERGER ES RESULTADO DE UNA LUCHA GENÉTICA ENTRE GENES PATERNOS Y MATERNOS?

La figura IX.1 sugiere que la ubicación de una persona en el espectro de autismo-psicosis resulta de un conflicto entre los genes maternos y paternos. Sin embargo, es importante entender que tales conflictos son como un juego de tirar la cuerda. La situación es estable si ambos lados son iguales, pero si un lado es más fuerte puede provocar que la situación sea inestable y si la disparidad es demasiado grande, ¡los jugadores salen volando! Esto es lo que parece ocurrir en síndromes severos como el de Prader-Willi o el de Angelan, pero también se pueden esperar algunos síndromes moderados como el de Asperger: en este caso, un lado es un poco más fuerte que el otro. También es importante considerar los cromosomas X en este juego de jalar la cuerda.

Debido a que las hembras tienen dos cromosomas X pero los machos sólo tienen uno, la selección actuará en los genes X que beneficien a las hembras el doble de veces de lo que benefician a los machos.[a] Se sabe que el coeficiente intelectual verbal está vinculado con el cromosoma X y una investigación de gemelas idénticas reveló que la conducta sociable, los problemas con compañeros y la habilidad verbal (que son factores fundamentales para el diagnóstico del síndrome de Asperger) también se vincularon con el cromosoma X.[b] La investigación comparó pares de gemelos idénticos con pares de gemelas idénticas y encontró que las gemelas eran más variables en cuanto a estos rasgos debido a una inactivación de uno de los cromosomas X para contrarrestar una doble dosis de genes X en las hembras (también conocido como *lionización:* un proceso similar a la impronta genética que no ocurre en machos porque sólo tienen un cromosoma X). La inactivación de cromosomas X ocurre de manera aleatoria célula por célula en la etapa de 8 o 16 células de la embriogénesis y el resultado se retiene en todas las células derivadas de los primeros precursores. Aunque las improntas genéticas se reinician cada vez que se genera un esperma o un óvulo, las improntas existentes que resultan en la inactivación de genes X, se pueden retener de manera accidental en los óvulos;[c] lo cual podría indicar que los genes X inactivados juegan un papel en la predisposición de los machos a formas poco severas de autismo como el síndrome de Asperger debido al cromosoma X único que reciben de su madre. Esto es predicho por la teoría en tanto que un fracaso de los genes de la madre en la lucha genética representa una victoria para los genes del padre.

Lo mismo se podría aplicar a las hembras porque ahora se sabe que la inactivación de cromosomas X se puede hacer más sesgada en algunos casos; 35% de las mujeres tienen sesgos de >70:30 en cualquier dirección y 7% tiene sesgos extremos de >90:10.[d] Si el sesgo favoreció los genes maternos X con improntas genéticas maternales residuales que afectan las habilidades sociales y cognitivas críticas en el síndrome de Asperger en una niña y esos genes estuvieran expresados de forma desproporcional (que parece ser el caso), entonces esto puede explicar por qué se encuentran algunos casos de mujeres con síndrome de Asperger. Sobra decir que esto también explica por qué los casos en machos son mucho más comunes (de 5 a 25 veces, de acuerdo con distintos autores).

[a] C. Badcock, *The imprinted brain: How genes set the balance between autism and psychosis,* Jessica Kingsley, Londres, 2009, pp. 179-183.

[b] C. S. Loat, K. Asbury, M. J. Galsworthy *et al.,* "X inactivation as a source of behavioural differences in monozygotic female twins", *Twin Research,* 7, 2004, pp. 54-61.

[c] R. Green y E. R. Keverne, "The disparate maternal aunt/uncle ratio in male transsexuals: An explanation invoking genomic imprinting", *Journal of Theoretical Biology,* 202, 2000, pp. 55-63.

[d] C. S. Loat, C. M. Haworth, R. Plomin e I. W. Craig, "A model incorporating potential skewed X-inactivation in MZ girls suggested that X-linked QTLs exist for several social behaviours including Autism Spectrum Disorder", *Annals of Human Genetics,* 72, 2008, pp. 742-751.

esquizofrenia en muchos países occidentales. Bleuler notó que la esquizofrenia cada vez era menos grave durante el siglo xx y otras autoridades se preguntaban "¿a dónde se fueron los catatónicos?" La admisión a hospitales por casos de esquizofrenia ha disminuido en Inglaterra desde 1960 y los casos en Escocia se redujeron 57%, también se registró una reducción de 37% en Dinamarca y Nueva Zelanda y 9% en Australia.[91] Una investigación en Canadá mostró una reducción de 42% en el número de casos a lo largo de 20 años y la misma investigación encontró que el número de pacientes hospitalizados se redujo 52% entre 1986 y 1996, aunque no cambió el número de pacientes externos; el sexo de los pacientes no fue un factor relevante.[92] Es importante señalar que la causa de esto, en parte, es el hecho de que los TEA muchas veces se confundían con esquizofrenia en el pasado, en particular la esquizofrenia infantil. Pero la reducción de esquizofrenia adolescente y adulta parece demasiado grande para que sólo se deba a lo que en el pasado se pensaba era una forma de psicosis que en la actualidad probablemente se diagnosticaría como una forma de autismo. Sólo el hecho de una reducción parece significativo y queda claro que la teoría que hemos resumido en este capítulo predice esta reducción.

Resulta sorprendente que la nueva teoría también puede explicar el hallazgo de que a veces hay agentes infecciosos mencionados entre las causas de la esquizofrenia. La gente infectada con el parásito protozoario *Toxoplasma gondii* (así como la gente que tiene gatos) tienen una probabilidad tres veces mayor de sufrir esquizofrenia que aquellos no infectados.[93] Lo significativo de lo anterior puede ser el hecho de que el parásito sólo puede completar la fase reproductiva de su ciclo de vida dentro de un gato. Lo logra al causar que sus portadores, los ratones y ratas, pierdan el miedo a los gatos y provoca que sea más probable que un gato se los coma. Dentro del cerebro del roedor el parásito ataca las amígdalas, que desempeña el mismo papel de generar reacciones de miedo en los humanos. Pero cuando las ratas infectadas son tratadas con medicamentos antipsicóticos, como los que se le dan a los esquizofrénicos humanos, el miedo a los gatos regresa. Los hombres con toxoplasmosis tienden a ser más imprudentes de lo normal y las personas infectadas de ambos sexos tienen una probabilidad tres veces mayor de tener accidentes automovilísticos y tienen tiempos de reacción más lentos.[94]

[91] G. Der, S. Gupta y R. M. Murray, "Is schizophrenia disappearing?", *Lancet,* 335, 1990, pp. 513-516.

[92] C. Woogh, "Is schizophrenia on the decline in Canada?", *Canadian Journal of Psychiatry,* 46, 2001, pp. 61-67.

[93] J. P. Webster, P. H. L. Lamberton, C. A. Donnell y E. F. Torrey, "Parasites as causative agents of human affective disorders? The impact of anti-psychotic, mood-stabilizer and anti-parasite medication on *Toxoplasma gondii's* ability to alter host behaviour", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 1023-1030.

[94] J. Ginsburg, "Coughs and sneezes spread mind diseases", *New Scientist,* 40, 6 de noviembre de

En los ratones, sólo los genes paternos se expresan en las amígdalas y hay evidencia sólida que sugiere que lo mismo pasa en los humanos. También hay evidencia de que la actividad reducida de las amígdalas puede ser una característica de condiciones relacionadas con la esquizofrenia.[95] Este hallazgo sugiere la intrigante posibilidad de que el efecto de la bacteria se puede explicar de la siguiente forma: el parásito suprime los sistemas cerebrales controlados por genes paternos, como las amígdalas, para producir una preponderancia general de la función cerebral materna, lo cual, de acuerdo con la nueva teoría, es la base fundamental de la psicosis en general y de la esquizofrenia en particular. La *T. Gondii,* en otras palabras, podría ser otro ejemplo de efecto ambiental representado en la figura, pero un efecto que promueve el desarrollo patológico hacia el extremo psicótico del espectro al sabotear sistemas cerebrales producidos por genes paternos. De hecho, debido a su conocida afinidad por el sistema límbico, se podría decir algo parecido de otra posible causa infecciosa de la esquizofrenia: *Cytomegalovirus*.[96]

Finalmente, ¿qué hay del desarrollo normal? La inferencia es clara y está representada de manera gráfica en la figura IX.1: la llamada normalidad representa una expresión de genes más o menos balanceada (así como influencias ambientales balanceadas). Sin embargo, el hecho de que todos los padres son machos y todas las madres hembras significa que lo más probable sea que las normas de los sexos estén ligeramente sesgadas, como sugiere la figura IX.1. Esto encajaría con el hallazgo de que los TEA afligen más a los hombres que a las mujeres y que los hombres usualmente tienen peores puntajes en pruebas de habilidad mentalística que las mujeres. Las mujeres, por otro lado, estarían simétricamente sesgadas al lado más mentalista del espectro y esto podría explicar por qué los índices de incidencia de esquizofrenia entre familiares de mujeres con el trastorno son mayores que entre los familiares de hombres con esquizofrenia. Y aunque hay una incidencia un poco mayor de esquizofrenia en hombres, la erotomanía parece ser una patología predominantemente femenina; las mujeres también sufren de más delirios paranoides y alucinaciones que los hombres, particularmente en casos que empiezan en la edad adulta.[97]

La sorprendente simetría de la figura IX.1 sugiere que si hay autistas prodigio con extraordinarias habilidades en aspectos mecanísticos de la cognición, debería también haber psicóticos prodigio con extraordinarias habilidades men-

2004; J. Randerson, "All in the mind? Suspicion is growing that one of the most common human parasites in the world is messing with our minds", *New Scientist,* 10, 26 de octubre de 2002.

[95] S. F. Taylor, R. C. Welsh, A. C. Chen *et al.,* "Medial frontal hyperactivity in reality distortion", *Biological Psychiatry,* 61, 2007, pp. 1171-1178.

[96] R. H. Yolken y E. F. Torrey, "Are some cases of psychosis caused by microbial agents? A review of the evidence", *Molecular Psychiatry,* 13, 2008, pp. 470-479.

[97] Figura IX.1.

talísticas. Sin embargo, la excelencia en mentalismo haría que los psicóticos prodigios fueran menos visibles que los autistas, cuyos déficits los hacen parecer inmediatamente extraños, aislados socialmente y excéntricos. Se puede esperar que los psicóticos prodigio, en cambio, sean exitosos en sus redes sociales y sean extraordinarios en cosas como el evangelismo religioso e ideológico, la cultura literaria y teatral, la litigación y la ley, la hipnosis, la "curación por medio de la fe" y psicoterapia, en la moda y la publicidad, la política, las relaciones públicas, los medios y el comercio, las estafas y los fraudes en general.[98] El cuadro IX.3 representa las características opuestas de las cogniciones mentalística y mecanística.

CUADRO IX.3. *Características contrastantes de la cognición mentalística y mecanística*

Cognición mentalística	*Cognición mecanística*
Interacción psicológica con uno mismo y con los demás	Interacción física con la naturaleza y los objetos
Uso de habilidades sociales, psicológicas y políticas	Uso de habilidades mecánicas, espaciales e ingenieriles
Déficit en autismo, aumentada en mujeres	Acentuada en el autismo, aumentada en hombres
Voluntarista, subjetivo, particularista	Determinista, objetivo, universal
Abstracto, general, ambivalente	Concreto, específico, decidido
Verbal, metafórico, conformista	Visual, literal, excéntrico
Deductivo, holístico, coherencia central fuerte	Inductivo, reduccionista, aprende separando los detalles de su contexto
Epitomizado en la literatura, la política y la religión	Epitomizado en la ciencia, la ingeniería y la tecnología
"Pseudociencias": astrología, alquimia, creacionismo	"Ciencias duras": astronomía, química, darwinismo
Ambiental: determinado cultural y personalmente	Genético: determinado factual y genéticamente
Terapias basadas en creencias: placebos, "curación por medio de la fe", psicoterapia, etcétera.	Terapias basadas en efecto físico: medicamentos, cirugías, psicoterapia, etcétera.

[98] C. Badcock, *supra,* n. 88.

RECUADRO IX.3. OTROS HALLAZGOS RELACIONADOS CON LA TEORÍA

Además de los citados en el cuerpo del texto, hay otros hallazgos y hechos que encajan con la nueva teoría, muchas veces con una precisión sorprendente y una lógica inesperada. Entre ellos se encuentran:

- Los medicamentos que actúan como antagonistas de los receptores de la superficie de las células involucradas en la neurotransmisión (el receptor de glutamato 5, mGlur5 y el receptor colinérgico CHRNA7) se han propuesto como tratamientos para los TEA. Se ha experimentado con otros medicamentos como antagonistas de estos receptores en el tratamiento de la esquizofrenia (en otras palabras, para tratar la psicosis estimularon los mismos receptores que se bloquean en el tratamiento del autismo). Si estos hallazgos se confirman, la simetría entre los TEA y los TEP que aquí se propone llegaría al nivel de la química celular y se podría explotar en la farmacología.[a]
- El FMR1 es un gen cuya pérdida de función en los humanos se asocia con el síndrome de X frágil, una de las causas más comunes de TEA. Los ratones en los que se inactiva el FMR1 (por medio de la técnica llamada *gene knockout*) imitan síntomas de X frágil y tienen convulsiones en respuesta al sonido. De 25 a 30% de los autistas tienen convulsiones y 50-70% ruido cerebral, así que en este sentido se podría decir que estos ratones reflejan el autismo humano. El RSG4 es un gen cuyo efecto reducido está involucrado en la esquizofrenia, pero sorprendentemente los ratones en los que se inactivaron los genes FMR1 y RGS4 por medio de *gene knockout* se curaron de las convulsiones (efectivamente al hacerlos más "esquizofrénicos"). Las convulsiones inducidas por *shock* eléctrico o insulina fueron una terapia efectiva para la esquizofrenia y la mayoría de los antipsicóticos que se usan actualmente, incluyendo la clozapina, tienden a reducir el umbral para que ocurran las convulsiones. ¿Por qué inducir convulsiones ayuda a los psicóticos pero reducirlos beneficia a los autistas? ¿Podría ser la respuesta la simetría invertida entre los TEA y los TEP que la teoría de la impronta genética del cerebro propone?[b]
- La lobotomía/leucotomía prefrontal se usó mucho desde la década de 1930 hasta la de 1950 como una cirugía para la enfermedad mental. De hecho, Antonio Moniz ganó el Premio Nobel de medicina por esta cirugía en 1949 y Freeman y Watts la popularizaron en los Estados Unidos con su método de picahielos (que podría explicar la mala reputación que después recibió). Hoy en día se sabe que la corteza prefrontal se activa en la cognición mentalista (especialmente al interactuar con otros) pero es hiperactiva en los esquizofrénicos. Ésta es la parte del cerebro que se desconectaba o destruía en esta cirugía, lo cual tal vez explica los efectos que pudo tener.
- Las investigaciones recientes muestran que los antígenos leucocitarios humanos (HLA) de la madre psicótica (y no necesariamente los del descendiente) están involucrados en la esquizofrenia. Los genes HLSA median las respuestas inmunes a patógenos y otros tejidos ajenos; también orquestan aspectos del neurodesarrollo y la función neurológica. Así, son el tipo exacto de genes maternos que la teoría predice que deberían desempeñar un papel importante en la causa de la psicosis.[c]

[a] B. Crespi, "The dawn of Darwinian psychopharmacology", *The Evolution and Medicine Review,* <http://evmedreview.com/, 2009a>.

[b] B. Crespi, "Saving the autistic mouse — with schizophrenia", *The Evolution and Medicine Review,* <http://evmedreview.com/, 2009b>.

[c] B. Crespi, "Blaming your mother's genes", *The Evolution and Medicine Review,* <http://evmedreview.com/, 2009c>.

El modelo parece descartar que alguien pudiera padecer TEA y TEP de manera simultánea y esto parece ser extraño, pero no es desconocido. Hay casos de individuos diagnosticados con trastorno bipolar que también muestran signos de TEA durante sus fases no maniacas. De hecho, hay un caso de una persona que sufre de aversión a la mirada, déficits autistas y ansiedad social la mayor parte del tiempo, pero que se siente cómodo con otras personas en sus episodios maniacos, cuando su autoconcepto se hipertrofia y se convierte en megalomanía y cree que es Jesucristo.[99] Además, hay evidencia de TEA y TEP en Newton y Beethoven, así como evidencia indudable de TEA y TEP en el matemático ganador del Nobel, John Nash. En estos casos la teoría predice que los TEA deben aparecer primero (usualmente en la infancia) y deben dejar una base de habilidades de *savant* sobre la que se construyen posteriormente tendencias hipermentalísticas que producen una configuración cognitiva inusualmente amplia y equilibrada dinámicamente: la configuración de un verdadero genio.[100]

Consecuencias para la psicología evolucionista

Un artículo del *New York Times* señaló que la nueva idea que aquí se resumió "constituye para la psiquiatría una de las teorías más importantes desde Freud, una teoría que está basada en el trabajo más vanguardista de la ciencia".[101] Pero la teoría de la impronta genética del cerebro tiene también importantes consecuencias para la psicología evolucionista. Primero, y como sugerí en la primera sección de este capítulo, la teoría se basa en evidencia existente para establecer una base evolucionista creíble, no simplemente para enfermedades como el autismo y la esquizofrenia, sino para la cognición humana en general. Como mostré, los genes relacionados con el autismo parecen estar vinculados con lo que llamo la cognición mecanística y aquellos relacionados con la esquizofrenia tienen un vínculo con el mentalismo. También sugerí que éstos son los dos modos fundamentales de cognición humana: uno adaptado a lo físico, el mundo no humano de la realidad objetiva; el otro al mundo humano fenomenológico o de experiencia subjetiva. El exceso o déficit de uno o el otro está relacionado con los TEA y los TEP, como señalé en la segunda sección. La normalidad necesita de un equilibrio entre los dos: demasiado mentalismo te hará paranoide pero suficiente te hará competente en el juego de la interacción social.

Lo que no mencioné es que como la teoría de la simetría sugiere, hay eviden-

[99] *Idem*.

[100] *Idem;* véase también recuadro IX.3.

[101] B. Carey, "In a novel theory of mental disorders, parents' genes are in competition", *The New York Times,* D4 & 10, 11 de noviembre de 2008.

cia sólida de déficits mecanísticos en psicóticos hipermentalistas. De hecho, la gran agudeza visual de los autistas que mencioné anteriormente constituye una notable antítesis en este caso. Hay investigaciones comparables de la visión de los psicóticos que revelan déficits en su visión que sistemáticamente son opuestos a las agudezas encontradas en el autismo.[102] Algunos pacientes psicóticos registran déficits en la "discriminación sensorial" así como una "coordinación neuromuscular" y "actividad sensomotora" deficientes que resultan de la "actividad central-simbólica, particularmente verbal" que sirve al "nivel ideológico", el "más desarrollado" en la esquizofrenia.[103] Otro psicótico señala que "me gustaría una baraja de cartas con cuatro palos —moral, fantasía, realidad—, me gustaría deshacerme del palo de la realidad".[104] De acuerdo con una autoridad en psicopatía: "La persona mentalmente sana [...] está convencida de su experiencia subjetiva; no se le debe corregir cuando habla de su propio estado mental", es decir, cuando habla mentalistamente. Sin embargo, el "paciente con delirios difiere […] en tanto que habla con certeza subjetiva e incorregible sobre hechos que no están dentro del ámbito de su mentalidad: cosas, eventos, otras personas; es decir, el mundo externo". Los delirios psicóticos pueden, por tanto, ser definidos como "afirmaciones sobre la realidad externa que se enuncian como afirmaciones sobre un estado mental; es decir, con certeza subjetiva que otros no pueden corregir".[105]

En otras palabras, el pensamiento delirante es hipermentalístico en el sentido de que no simplemente va más allá del mentalismo normal sino que traspasa la realidad mecanística. Se ha encontrado que los esquizofrénicos tienen habilidades visoespaciales y matemáticas reducidas en comparación con sus habilidades verbales y son especialmente inhábiles al resolver problemas prácticos y de lógica.[106] De nuevo, una investigación encontró que los portadores de tendencia genética a la psicosis en sus familiares cercanos mostraron discapacidades en memoria y habilidades visuales y espaciales. Otra investigación distinta concluyó que existe una relativa superioridad de habilidades verbales con respecto a las espaciales —o lo que yo llamaría cognición mentalística con respecto a mecanística—, lo cual representa la asimetría cognitiva característica de la esquizofrenia.[107] De hecho, incluso la depresión se ha relacionado con déficits en memo-

[102] S. Viertiö, A. Laitinen, J. Perälä *et al.,* "Visual impairment in persons with psychotic disorder", *Social Psychiatry and Psychiatric Epidemiology,* 42, 2007, pp. 902-908.

[103] J. Lang, "The other side of the ideological aspects of schizophrenia", *Psychiatry and Clinical Neurosciences,* 3, 1940, pp. 389-392.

[104] L. A. Sass, *supra,* n. 3, p. 518.

[105] M. Spitzer, "On defending delusions", *Comprehensive Psychiatry,* 31, 1990, p. 391.

[106] J. Cutting y D. Murphy, "Schizophrenic thought disorder: A psychological and organic interpretation", *British Journal of Psychiatry,* 152, 1988, pp. 310-319.

[107] E. Kravariti, T. Toulopoulou, F. Mapua-Filbey *et al.,* "Intellectual asymmetry and genetic liabi-

ria espacial, al grado que los pacientes deprimidos han tenido un desempeño mucho peor que los grupos de control en videojuegos que requieren de memoria espacial.[108]

Este hallazgo también tiene importantes consecuencias para la normalidad, o al menos por lo que entendemos por normalidad de las sociedades modernas. Primero, sugiere que el problema real de lo que Richard Dawkins llama *El espejismo de Dios,* no es la religión como tal, sino el hipermentalismo. Como señalé antes, la ideación mágica es una medida de pensamiento psicótico, y el hipermentalismo se encuentra institucionalizado en la magia, la religión y la superstición en todas las culturas humanas. Esto a su vez significa que, sin importar su nivel de aceptabilidad social, la religión y la superstición no se deberían pensar como adaptaciones evolucionadas de la mente humana, sino como patologías sociales autorizadas, comparables con los delirios de los psicóticos. ¡No es de extrañarse que los darwinistas tengan tantos problemas con ellos! El problema —si este enfoque es correcto— es idéntico al de explicar la enfermedad mental en general. Pero ¿por qué los delirios parecen adaptativos sólo porque se comparten por muchos? Y ¿por qué la conducta maladaptativa se considera normal sólo porque ha llegado a niveles pandémicos de prevalencia en el pasado?

La clara consecuencia que la teoría resume es que, a diferencia de lo que la mayoría se ha imaginado hasta ahora, los seres humanos no han evolucionado un sistema cognitivo simple y unitario. En cambio, la evidencia resumida sugiere que hemos evolucionado dos sistemas paralelos y que la contaminación de un tipo de cognición en el otro es un mal funcionamiento común de la mente evolucionada.[109] En particular, la teoría sugiere que el mentalismo experimentó una inflación primitiva cuando, al haber evolucionado para facilitar la interacción social, se aplicó al mundo físico no humano en forma de magia, religión y superstición debido al hueco que se produjo porque la cognición mecanística no podía en esa etapa del desarrollo humano explicar la naturaleza de forma objetiva. Como sabemos, el desarrollo tardó mucho tiempo y se basó en avances culturales y tecnológicos como el alfabeto, la invención de las matemáticas y de instrumentos como el telescopio. Pero queda claro que la consecuencia contraintuitiva para la psicología evolucionista es que la cognición mecanística apenas empieza a alcanzar su meta implícita de adaptación al mundo físico con la aparición de las sociedades industriales modernas, basadas en la ciencia y la tecnología. En otras palabras, lejos de ser una paradoja o contradicción a la evolución darwi-

lity in first-degree relatives of probands with schizophrenia", *British Journal of Psychiatry,* 188, 2006, pp. 186-187; T. Toulopoulou, F. Mapua-Filbey, S. Quraishi *et al.,* "Cognitive performance in presumed obligate carriers for psychosis", *British Journal of Psychiatry,* 187, 2006, pp. 284-285.

[108] *New Scientist,* "Video game helps detect depression", *New Scientist,* 18, 10 de marzo de 2007.

[109] C. R. Badcock, *supra,* n. 44.

niana, la sociedad moderna es su resultado inevitable y sólo ahora empieza a emerger como lo que realmente es: la institucionalización y personificación de la cognición mecanística y mentalística en una configuración mucho más equilibrada y estable, al menos en contraste con el hipermentalismo psicótico que caracteriza a las sociedades tradicionales, desequilibradas y premodernas. ¡No resulta sorprendente que la psicosis se está reduciendo y el autismo incrementando! Nuestras mentes no sólo están adaptadas a condiciones pasadas: por el contrario, el futuro se adaptará a nuestras mentes y esas mentes futuras serán, inevitablemente, más mecanísticas —incluso autistas— que aquellas del pasado. En otras palabras, se podría afirmar que seguimos evolucionando hacia la configuración cognitiva equilibrada que constituye el verdadero genio de nuestra especie.[110]

AGRADECIMIENTOS

El autor quisiera agradecer a Bernard Crespi y Robert Plomin.

[110] C. R. Badcock, *The age of Asperger: Autism, society and history*, en preparación.

X. INTERACCIONES ENTRE COGNICIÓN Y CULTURA

Jeremy Kendal

Este capítulo estudia las interacciones entre la cognición y la cultura desde una perspectiva amplia y frecuentemente comparativa. Después de una breve introducción de los métodos usados en el estudio de la evolución cultural y la coevolución genética-cultural (G-CC, *gene-culture co-evolution*), se ofrece un recuento de las investigaciones sobre la transmisión social de la información, incluyendo las condiciones que favorecen la evolución del aprendizaje social, sesgos en contextos particulares, la influencia del modo de transmisión en la evolución cultural y los requerimientos cognitivos para diferentes procesos de aprendizaje social. Posteriormente, se desarrollan algunas de las teorías clave en cuanto a la evolución cognitiva del aprendizaje e inteligencia en homínidos, como la inteligencia social, técnica y cultural, el efecto Baldwin, la construcción de nichos, la evolución de la conducta cooperativa y la evolución cultural acumulativa. El capítulo concluye a favor del marco teórico de la constricción de nichos multimodales como una descripción completa de las interacciones entre la cognición y la cultura.

El *Oxford Handbook of Evolutionary Psychology* constituye un importante paso para la psicología evolucionista en tanto que reconoce el papel que las dinámicas culturales desempeñan en la psicología evolucionista.[1] Con el mismo espíritu, este capítulo toma en cuenta los efectos de la psicología que han dado forma a la cultura humana y a los efectos recíprocos que la cultura puede tener en la psicología. Para entender estos procesos, empezamos por introducir los campos de la evolución cultural y la coevolución genética-cultural G-CC, también conocida como la *teoría de la doble herencia*.[2]

La teoría de G-CC nació en el campo de la genética poblacional teórica e incorpora una teoría cuantitativa de la evolución de los rasgos culturales —incluyendo la conducta, las creencias, actitudes e ideas— que se podrían analizar en conjunto con rasgos genéticos. La teoría de la doble herencia supone la variación de rasgos culturales que evolucionan por medio de la transmisión social, la se-

[1] R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett, "Evolutionary psychology in the round", en R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett (eds.), *The Oxford handbook of evolutionary psychology*, Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 3-10.

[2] Véase recuadro X.1.

RECUADRO X.1. TEORÍA DE LA DOBLE HERENCIA (G-CC)

Una conjetura clave de la coevolución genético-cultural (G-CC) es que hay dos vías de transmisión de información: la herencia genética y el aprendizaje social.[a] Esta teoría se encarga de estudiar casos donde los dos sistemas de transmisión no se pueden estudiar de forma independiente, primero porque "lo que un individuo aprende puede depender de su genotipo" y, segundo, porque "la selección que actúa en el sistema genético puede ser generada o modificada por la difusión de un rasgo cultural".[b] Feldman y Laland resumen un número importante de dinámicas evolutivas que la G-CC puede causar, incluyendo presiones de selección modificadas (véase más adelante el ejemplo de la producción láctea); nuevos mecanismos evolutivos como la selección cultural grupal (que se analiza más adelante); selección demorada o acelerada causada por conductas homogeneizadoras y conformidad; la evolución de asociaciones no aleatorias entre genes y rasgos culturales (equivalente al desequilibrio de nexos entre rasgos genéticos); y, finalmente, la evolución cultural de conductas maladaptativas.

El caso mejor conocido de G-CC es la evolución de la tradición de la producción láctea y el genotipo de la persistencia de la lactasa en adultos.[c] En la mayor parte del mundo la capacidad de digerir la lactosa en la leche (no procesada) no persiste en adultos. La mayoría de los adultos del norte de Europa, sin embargo, no tienen problemas al digerir leche cruda. La capacidad genética de digerir la lactosa evolucionó (y fue precedida por la producción láctea) hace 75000 años en los Balcanes centrales y Europa central.[d] La selección positiva que indujo la industria láctea para el haplotipo de persistencia de la lactasa es particularmente alta.[e] La selección se facilita por el índice de cambio en el entorno selectivo causado por la difusión de la tradición de la producción láctea en Europa y puede resultar de la ventaja nutricional de los azúcares ricos en energía y el calcio. Sin embargo, hay análisis computacionales de Itan y sus colegas[f] que sugieren que el alelo de la persistencia de la lactosa no fue favorecido en latitudes del norte debido al requerimiento incrementado de vitamina D.

[a] K. Aoki, "Theoretical and empirical aspects of gene-culture coevolution", *Theoretical Population Biology,* 59, 2001, pp. 253-261.

[b] M. W. Feldman y K. N. Laland, "Gene-culture coevolution theory", *Trends in Ecology and Evolution,* 11, 1996, pp. 453-457.

[c] Para otros ejemplos, véase K. N. Laland, F. J. Odling-Smee y S. Myles, "How culture shaped the human genome: Binging genetics and the human sciences together", *Nature Reviews Genetics,* 11, 2010, pp. 137-148; P. J. Richerson, R. Boyd y J. Henrich, "Gene-culture coevolution in the age of genomics", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 107, 2010, pp. 8985-8992.

[d] K. Aoki, "A scholastic model of gene-culture coevolution suggested by the 'culture historical hypothesis' for the evolution of adult lactose absorption in humans", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 83, 1986, pp. 2929-2933; M. W. Feldman y L. L. Cavalli-Sforza, "On the theory of evolution under genetic and cultural transmission with application to the lactose absorption problem", en M. W. Feldman (ed.), *Mathematical evolutionary theory,* Princeton University Press, Princeton, 1989, pp. 145-173; C. Holden y R. Mace, "Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults", *Human Biology,* 69, 1997, pp. 605-628; E. Hollox, "Genetics of lactase persistence: Fresh lessons in the history of milk drinking", *European Journal of Human Genetics,* 13, 2005, pp. 267-269; Y. Itan, A. Powell, M. A. Beaumont *et al.,* "The origins of lactase persistence in Europe", *PLoS Computational Biology,* 5, 2009, e1000491.

[e] 1.5-15%; T. Bersaglieri, P. C. Sabeti, N. Patterson *et al.,* "Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene", *American Journal of Human Genetics,* 74, 2004, pp. 1111-1120.

[f] Y. Itan, A. Powell, M. A. Beaumont *et al., supra,* n. d.

lección (incluyendo la selección darwiniana y la adopción y abandono de rasgos diferenciales) y efectos de la deriva genética.[3] Estos procesos pueden ser afectados por ambientes ecológicos y sociales particulares, incluyendo la variación ambiental, la migración y la estructura social no aleatoria. El enfoque no es adaptacionista porque, aunque la cognición evolucionada puede afectar la adop-

[3] M. W. Feldman, "Dissent with modification: Cultural evolution and social niche construction", en M. J. Brown (ed.), *Explaining culture scientifically,* University of Washington Press, Washington, 2008.

ción o el uso de información aprendida socialmente en ambientes particulares, no se asume que la adopción de rasgos culturales sea dependiente de las consecuencias para la aptitud.[4]

La ciencia de la evolución cultural se basa en el marco teórico que resultó de los trabajos seminales de Cavalli-Sforza y Feldman, Boyd y Richerson.[5] Actualmente empieza a florecer usando poderosas técnicas cuantitativas para generar explicaciones causales de la diversidad cultural, histórica y contemporánea.[6] El desarrollo de la teoría matemática continúa y ha sido complementado en años recientes por técnicas que ponen a prueba la teoría desarrollada por psicólogos, biólogos y antropólogos. A continuación, presentaremos una breve muestra de la variedad de estudios empíricos de laboratorio y de campo que examinan la evolución cultural en humanos y animales no humanos.

El laboratorio es un entorno ideal para examinar las dinámicas culturales a nivel poblacional en un entorno controlado. Por ejemplo, Laland y Williams[7] usaron un diseño de transmisión en cadena donde los miembros de una población fundacional de peces *guppy (Poecilia reticulata)* fueron entrenados para nadar en algunos casos una ruta larga y en otros casos una ruta corta hacia un área de recolección; los miembros fundacionales se remplazaron gradualmente por individuos ignorantes a lo largo de varios ensayos. Este diseño permitió que los autores investigaran la transmisibilidad y la longevidad de las tradiciones. En este caso mostraron que la información maladaptativa se podría transmitir socialmente por medio de las poblaciones animales, pues la tradición de nadar en la ruta larga se mantuvo incluso después de que toda la población fundacional se había remplazado.

Otro ejemplo es el trabajo de Mesoudi y O'Brien,[8] quienes pidieron a participantes humanos en un laboratorio computacional con red que diseñaran y pusieran a prueba proyectiles visuales (por ejemplo, flechas) en un entorno de cacería virtual. Este arreglo es flexible y, sin embargo, controlado: así, permite la influencia de procesos evolutivos culturales particulares en la distribución de

[4] M. W. Feldman y K. N. Laland, "Gene-culture coevolution theory", *Trends in Ecology and Evolution,* 11, 1996, pp. 453-457.

[5] L. L. Cavalli-Sforza y M. W. Feldman, *Cultural transmission and evolution: A quantitative approach,* Princeton University Press, Princeton, 1981; R. Boyd y P. J. Richerson, *Culture and the evolutionary process,* Chicago University Press, Chicago, 1985.

[6] R. McElreath y P. Strimling, "When natural selection favours imitation of parents", *Current Anthropology,* 49, 2008, pp. 307-316; J. J. Tehrani y M. Collard, "On the relationship between inter-individual cultural transmission and population-level cultural diversity: A case study of weaving in Iranian tribal populations", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 286-300.

[7] K. N. Laland y K. Williams, "Social transmission of maladaptive information in the guppy", *Behavioral Ecology,* 9, 1998, pp. 495-499.

[8] A. Mesoudi y M. J. O'Brien, "The cultural transmission of great basin projectile-point technology I: An experimental simulation", *American Antiquity,* 73, 2008, pp. 3-28.

diseños (que se evaluarán). Por ejemplo, mostraron que la transmisión cultural indirecta de diseño (adopción preferencial de rasgos exhibidos por individuos exitosos) resultó en una correlación más alta entre rasgos que la variación guiada (transmisión cultural seguida por el aprendizaje individual de ensayo y error).[9] Estos resultados respaldaron la hipótesis de Bettinger y Eerken que explica las diferencias de correlación de rasgos entre diseños prehistóricos de proyectiles encontrados en la Gran Cuenca, en Nevada y California.

También se pueden hacer experimentos fuera del laboratorio, siempre y cuando haya suficiente control sobre el entorno.[10] Los principales beneficios son que la conducta de los participantes muchas veces se ve menos afectada por el carácter experimental del ambiente de laboratorio y permite que se estudien poblaciones que no se pueden llevar al laboratorio. Biro y sus colegas[11] usaron el experimento de campo para estudiar la influencia del aprendizaje social en cómo se integra en el repertorio conductual de chimpancés salvajes *(Pan troglodytes)* en Bossou, Guinea, el uso de herramientas para abrir nueces (con yunques y martillos). Los autores le dieron a los chimpancés especies desconocidas de nueces y encontraron que, aunque los jóvenes tenían una probabilidad mayor de explorar las nuevas nueces que los adultos, lo más probable es que los sujetos observaran la forma en que individuos más viejos o de la misma edad abrían las nueces. Así, al subrayar la importancia del aprendizaje social en la conducta de apertura de nueces, mostraron que la atención preferencial podía restringir la transmisión del uso de herramientas de los hijos a las generaciones más adultas.

Se han hecho investigaciones experimentales en poblaciones humanas para estudiar la variación cultural entre poblaciones. Henrich y sus colegas[12] llevaron a cabo el juego de Ultimátum en 15 sociedades de pequeña escala para examinar la variación en conducta altruista y castigo costoso. En este juego, un jugador decide qué proporción de una suma fija de dinero donará a un oponente, sabiendo que perderá la suma restante si el oponente decide rechazar la donación. Los resultados mostraron grandes variaciones entre poblaciones, donde el grado de conducta altruista varió de manera positiva con la voluntad de administrar castigos costosos a ofertas consideradas muy pequeñas. Este hallazgo

[9] *Idem.*

[10] R. L. Kendal, B. G. Galef y C. P. van Schaik, "Social learning research outside the laboratory: How and why?", *Learning and Behavior*, 38, 2010, pp. 187-194.

[11] D. Biro, N. Inoue-Nakamura, R. Tonooka *et al.,* "Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: Evidence from field experiments", *Animal Cognition,* 6, 2003, pp. 213-223.

[12] J. Henrich, R. Boyd, S. Bowles *et al.,* "In search of Homo economicus: Behavioural experiments in 15 small-scale societies", *AEA Papers and Proceedings,* mayo de 2001, pp. 73-78; J. Henrich, J. Ensimger, R. McElreath *et al.,* "Markets religion, community size, and the evolution of fairness and punishment", *Science,* 327, 2010, pp. 1480-1484; J. Henrich, R. McElreath, A. Barr *et al.,* "Costly punishment across human societies", *Science,* 312, 2006, pp. 1767-1770.

respalda la teoría de que el castigo costoso estabiliza las normas de costo para evitar defraudadores invasores.[13] Realizar el experimento en poblaciones naturales les permitió a los investigadores tomar en cuenta el efecto de variables del "mundo real", por ejemplo, encontraron que la conducta altruista varió con el grado de integración de mercados.[14]

La teoría evolutiva cultural se puede evaluar por medio de la exploración de la variación en rasgos culturales entre poblaciones a lo largo del tiempo, donde los procedimientos de selección de modelos son un método poderoso para comparar las expectativas de conjeturas teóricas con la información observada. La aleatorización también se puede usar para comparar el *bootstrapping* de la hipótesis nula con la información observada. Rogers y Ehrlich[15] usaron esta técnica para ayudar a mostrar que los rasgos funcionales en el diseño polinesio de canoas eran rasgos más tradicionales (es decir, que se han conservado por mucho tiempo) que simbólicos. En el récord arqueológico se encuentra un fantástico recurso para el estudio cuantitativo de las dinámicas evolutivas culturales. Shennan y Wilkinson[16] estudiaron la variación de estilos de cerámica de asentamientos neolíticos de la cultura de la cerámica de bandas *(Linearbandkeramik)* de Merzbachtal, en Alemania Occidental. Ellos dieron evidencia de que el modelo de evolución cultural, que incluye la selección por medio de una preferencia por la novedad, constituye una mejor explicación que un modelo neutral de frecuencia de distribuciones de estilos de cerámica. Se pueden hacer inferencias históricas de las dinámicas evolutivas culturales entre poblaciones usando técnicas de reconstrucción filogenética adaptadas de la biología. Por ejemplo, Tehrani y Collard[17] usaron el método cladístico para mostrar que la mayor parte de la variación en la manufactura y producción entre las tribus iraníes se puede explicar como un proceso de transmisión generacional de información que se modifica en cada generación.

La técnica anterior provee métodos cuantitativos para estudiar la evolución cultural así como aspectos de la G-CC. A continuación revisaremos los hallazgos que se han generado usando estos métodos u otros similares al estudiar factores que afectan la transmisión social; para generar estos hallazgos se han usado teorías e investigaciones empíricas relacionadas con animales humanos y no humanos. La transmisión social es necesaria para los sistemas culturales y de co-

[13] J. Henrich, R. McElreath, A. Barr *et al., supra,* n. 12.

[14] J. Henrich, R. Boyd, S. Bowles *et al., supra,* n. 12.

[15] D. S. Rogers y P. R. Ehrlich, "Natural selection and cultural rates of change", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 105, 2008, pp. 2416-3420.

[16] S. Shennan y J. R. Wilkinson, "Ceramic style change and neutral evolution: A case study from Neolithic Europe", *American Antiquity,* 66, 2001, pp. 577-593.

[17] J. J. Tehrani y M. Collard, *supra,* n. 6.

evolución genética-cultural y está fuertemente influida por las capacidades o limitaciones cognitivas.

Transmisión social

El aprendizaje social se puede definir como "cualquier proceso por el cual un individuo (el 'demostrador') influye en la conducta de otro individuo (el 'observador') de tal manera que incrementa la probabilidad de que el observador aprenda".[18] Es usual que se asuma que el demostrador posee información que el observador aprende, aunque no siempre es el caso (a veces, un observador puede aprender de los errores que comete un demostrador).

Condiciones que favorecen la evolución del aprendizaje social

La evolución de la capacidad cognitiva para aprender socialmente sólo puede suceder si el valor adaptativo de la información aprendida socialmente es alto. Hay trabajos teóricos que han establecido que el aprendizaje social evolucionó seguramente en niveles intermedios de variación ambiental.[19] Si la velocidad del cambio ambiental es particularmente lenta, entonces la velocidad de mutación genética es suficiente para que la selección genética responda a los nuevos retos que surjan en el entorno. En entornos donde hay cambios más rápidos, los organismos requieren de cierta plasticidad fenotípica para generar una respuesta apropiada. Si el entorno cambia a lo largo de la vida de un organismo entonces se puede seleccionar el aprendizaje, donde los costos neuronales añadidos se pagan con los beneficios adquiridos a través del aprendizaje de respuesta apropiada a los retos ambientales.

Para las especies sociales, la oportunidad de aprender de otros miembros de la especie constituye un mecanismo de adquisición de información que evita costos asociados con el aprendizaje asocial; el aprendizaje asocial (como el ensayo y error) puede tomar más tiempo y energía y se asocia con niveles elevados de riesgo de interacción directa con aspectos desconocidos del ambiente, como un riesgo incrementado de depredadores. La información que se adquiere socialmente puede ser "barata" (no representar un costo alto en cuanto a riesgos), pero sí conlleva el riesgo de ser obsoleta o imprecisa en comparación con infor-

[18] W. J. E. Hoppitt y K. M. Laland, "Social processes influencing learning in animals: A review of the evidence", *Advances in the Study of Animal Behavior*, 38, 2008, p. 108.

[19] J. Wakano, K. Aoki y M. W. Feldman, "Evolution of social learning: A mathematical analysis", *Theoretical Population Biology*, 66, 2004, pp. 249-258.

mación obtenida asocialmente; el intervalo entre la producción de información adaptativa con base en el aprendizaje asocial por un individuo y su implementación por los miembros de su especie mediante el aprendizaje social puede hacer que la conducta manifestada sea obsoleta si la velocidad de cambios en el ambiente es muy alta. Además, es probable que el aprendizaje social sea imperfecto, lo cual resulta en una reducción de la fidelidad de la información transmitida cuando se propaga por medio de la cadena de aprendices sociales.

La selección de información precisa proveniente del aprendizaje social es más fuerte cuando el cambio ambiental es particularmente rápido. En niveles intermedios de variación ambiental, sin embargo, la pérdida de precisión en el aprendizaje social se equilibra por los costos de aprendizaje asociales únicos. La selección de aprendizaje social usualmente depende de la frecuencia porque se requiere que tal frecuencia pueda actualizar la información en respuesta a los cambios en el entorno.[20]

Selección de las reglas, estrategias y sesgos en el aprendizaje social

El intercambio *(trade-off)* entre el aprendizaje social y el asocial se describe en la *hipótesis de la información costosa* de Boyd y Richerson,[21] que propone que, en un entorno variable o incierto, será costoso evaluar la información adaptativa. Por consiguiente, la psicología habrá evolucionado reglas de aprendizaje social[22] para adquirir información adaptativa a través del aprendizaje selectivo: los individuos necesitan saber cuándo usar aprendizaje social, cuándo asocial y de quién aprender. Un número pequeño de reglas se han analizado teóricamente[23] y otras han recibido respaldo experimental.[24] Estas reglas necesitan nutrirse constantemente de información actual del entorno porque de otro modo no pueden ser adaptativas; queda claro que a veces adquirir información del entorno constituye costos muy altos por lo que a veces logran evolucionar tradiciones maladap-

[20] K. N. Laland y J. R. Kendal, "What the models say about animal social learning", en D. M. Fragaszy y S. Perry (eds.), *The biology of traditions: Modes and evidence,* Chicago University Press, Chicago, 2003, pp. 33-55; J. Wakano, K. Aoki y M. W. Feldman, *supra,* n. 19.

[21] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5.

[22] También llamadas "preferencias" o "estrategias"; R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5; K. N. Laland, "Social learning strategies", *Learning and Behavior,* 32, 2004, pp. 4-14.

[23] Por ejemplo, véase R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5; J. Henrich y R. McElreath, "The evolution of cultural evolution", *Evolutionary Anthropology,* 12, 2003, pp. 123-135; K. N. Laland, *supra,* n. 22.

[24] I. Coolen, Y. Bergen, R. Day y K. Laland, "Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. 1413-1419; B. Galef y E. Whiskin, " 'Conformity' in rats?", *Animal Behavior,* 75, 2008, pp. 2035-2039; R. L. Kendal, I. Coolen, Y. van Bergen y K. N. Laland, "Tradeoffs in the adaptive use of social and asocial learning", *Advances in the Study of Behavior,* 35, 2005, pp. 333-379.

tativas.[25] Esta posibilidad constituye una explicación alternativa al punto de vista tradicional de algunos psicólogos evolucionistas que afirman que la conducta maladaptativa ocurre cuando los entornos han cambiado demasiado rápido y la selección no puede reaccionar a tiempo.[26]

Rogers[27] muestra que la aptitud biológica de los aprendices sociales (en equilibrio polimórfico con los aprendices asociales) no es mayor que la aptitud individual promedio en una población de aprendices asociales, si se asume que la aptitud del aprendizaje asocial es constante (o independiente de la frecuencia de aprendizaje social) y que el único beneficio de los aprendices sociales sobre los asociales es el de la adquisición gratis de información. En algunos casos extraños, la aptitud de los aprendices sociales excede la de los aprendices asociales, pero declina con frecuencia porque hay menos aprendices asociales que puedan producir información adaptativa en un entorno cambiante. La población evoluciona hacia una estrategia evolutivamente estable (ss) en la que, por definición, la aptitud de los aprendices sociales es igual a la de aprendices asociales.[28] Rogers[29] asumió que los aprendices sociales no tienen preferencias en su elección de a quién imitar y por tanto el aprendizaje social de una conducta era proporcional a su frecuencia en la población. Boyd y Richerson[30] sugieren que el resultado de Rogers[31] era paradójico en tanto que contrasta con una idea común que afirma que la cultura mejora la aptitud. Aunque el resultado de Rogers no es paradójico en sí, parece contradecir la observación de que el aprendizaje social es lo que permite que la cultura humana tenga un efecto sobre nuestro éxito ecológico y el crecimiento de nuestra población.

En un entorno cambiante, la selección de reglas, sesgos o estrategias sociales también puede resolver este enigma. En comparación con una población compuesta por completo de aprendices asociales, la aptitud promedio individual en el equilibrio mejora si los individuos muestran flexibilidad cognitiva y pueden aprender tanto de forma asocial como social.[32] De manera similar, Enquist, Eri-

[25] P. J. Richerson y R. Boyd, *Not by genes alone,* University of Chicago Press, Chicago, 2005.

[26] J. Tooby y L. Cosmides, "On the universality of human nature and the uniqueness of the individual: The role of genetics and adaptations", *Journal of Personality,* 58, 1990, pp. 17-67.

[27] A. Rogers, "Does biology constrain culture?", *American Anthropology,* 90, 1988, pp. 819-831.

[28] L. A. Giraldeau, T. Valone y J. Templeton, "Potential disadvantages of using socially acquired information", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 357, 2002, pp. 1559-1566; J. Henrich y R. McElreath, *supra,* n. 23.

[29] A. Rogers, *supra,* n. 27.

[30] R. Boyd y P. Richerson, "Why does culture increase human adaptability?", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995, pp. 125-143.

[31] A. Rogers, *supra,* n. 27.

[32] R. Boyd y P. Richerson, *supra,* n. 30; T. Kameda y D. Nakanishi, "Does social/cultural learning increase human adaptability? Roger's question revisited", *Evolution and Human Behavior,* 24, 2003, pp. 242-260.

ksson y Ghirlanda[33] muestran una estrategia de "aprendizaje crítico social", donde los individuos sólo adoptan el aprendizaje asocial y el aprendizaje social resulta insatisfactorio, lo cual también mejora la aptitud promedio en el equilibrio. Boyd y Richerson[34] también muestran que la aptitud promedio es más alta que aquélla en una población de aprendices asociales si los aprendices sociales tienen la capacidad de no sólo aprender conducta, sino de adaptarla y mejorarla, de tal forma que la evolución cultural se acumule. Así, la "depuración adaptativa de información" que remueve información maladaptativa puede ser de vital importancia para la evolución cultural acumulativa.[35]

Kendal, Giraldeau y Laland[36] predicen que entre las reglas de aprendizaje social que compiten, la regla dominante será la que pueda persistir con la frecuencia más baja de aprendizaje asocial. Ésta es la característica clave de la estrategia vencedora en un "torneo de estrategias de aprendizaje social" público reciente que Rendell y sus colegas llevaron a cabo.[37]

La evolución de los sesgos en el aprendizaje social: sesgos contextuales

Las reglas o sesgos de aprendizaje social han sido clasificadas por algunos autores en dos categorías: *sesgos contextuales* y *sesgos de contenido*.[38] Henrich y McElreath[39] dividen, a su vez, los sesgos de contexto en *sesgos dependientes de la frecuencia* y *sesgos basados en modelos*, y ambos toman en cuenta casos donde la decisión de quién se imita *no* es gobernada por el contenido de la información aprendida.[40] El sesgo dependiente de la frecuencia se refiere a la relación entre la frecuencia de una conducta a nivel de la población y la posibilidad de que un aprendiz social adopte esta conducta. En particular, el sesgo conformista es una

[33] M. Enquist, K. Eriksson y S. Ghirlanda, "Critical points in current theory of conformist social learning", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007, pp. 67-87.

[34] R. Boyd y P. Richerson, *supra,* n. 30.

[35] M. Enquist y S. Ghirlanda, "Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture", *Journal of Theoretical Biology,* 246, 2007, pp. 129-135.

[36] J. R. Kendal, L.-A. Giraldeau y K. N. Laland, "The evolution of social learning rules: Payoff-biased and frequency dependent biased transmission", *Journal of Theoretical Biology,* 260, 2009, pp. 210-219.

[37] L. Rendell, R. Boyd, D. Cownden *et al.,* "Why copy others? Insights from the Social Learning Strategies Tournament", *Science,* 328, 2010, pp. 208-213.

[38] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5; J. Henrich y R. McElreath, *supra,* n. 23; A. Mesoudi y A. Whiten, "The multiple roles of cultural transmission experiments in understanding human cultural evolution", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 3489-3501.

[39] J. Henrich y R. McElreath, *supra,* n. 23.

[40] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5; véase la "preferencia indirecta", *indirect bias.*

tendencia exagerada no lineal a copiar la conducta de la mayoría; el sesgo anticonformista (a veces también llamado *sesgo no conformista*) es lo opuesto.

Boyd y Richerson[41] muestran que el sesgo conformista puede ser más ventajoso que un aprendizaje social sin sesgos en una metapoblación en un entorno particularmente variable, donde los migrantes conformistas adoptan conductas locales adaptativas. Henrich y Boyd[42] llevaron a cabo una simulación donde los agentes eligieron entre dos hábitats en un entorno incierto y concluyeron que un sesgo conformista debería ser favorecido bajo un amplio rango de parámetros. También enfatizan que el sesgo de conformidad puede facilitar la selección cultural de grupos al promover la homogeneidad de conductas dentro de la población y al promover variaciones conductuales de una población a otra. Después analizaron la sugerencia de que este proceso podría facilitar la evolución del castigo altruista.[43]

Sin embargo, el valor adaptativo del sesgo conformista podría no ser tan evidente como se pensó al principio. Desde la investigación de Henrich y Boyd,[44] varios modelos matemáticos han encontrado relaciones negativas entre la fuerza evolutivamente estable del sesgo conformista y la estabilidad ambiental.[45] Además, Eriksson y Ghirlanda[46] atenuaron la idea usada por Henrich y Boyd[47] que afirma que todas las variantes culturales son conocidas por todos los individuos de una población; así encontraron que la evolución genética del sesgo conformista sólo es posible si la velocidad de la evolución cultural es particularmente lenta. También señalan que el sesgo conformista puede ser maladaptativo cuando la cultura evoluciona de forma acumulativa y limita la adopción de variantes culturales nuevas y raras y adaptativas. Asimismo se ha predicho que la transmisión conformista tiene un efecto adverso fuerte en la evolución de rasgos cooperativos heredados culturalmente.[48]

[41] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5.

[42] J. Henrich y R. Boyd, "The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences", *Evolution and Human Behavior,* 19, 1998, pp. 215-241.

[43] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5; J. Henrich y R. Boyd, *supra,* n. 42; J. Henrich y R. Boyd, "Why people punish defectors", *Journal of Theoretical Biology,* 208, 2001, pp. 79-89; P. J. Richerson y R. Boyd, *supra,* n. 25.

[44] J. Henrich y R. Boyd, *supra,* n. 42.

[45] J. R. Kendal, L.-A. Giraldeau y K. N. Laland, *supra,* n. 42; W. Nakahashi, "The evolution of conformist transmission in social learning with the environment changes periodically", *Theoretical Population Biology,* 72, 2007, pp. 52-66; J. Wakano y K. Aoki, "Do social learning and conformist bias coevolve? Henrich and Boyd Revisited", *Theoretical Population Biology,* 72, 2007, pp. 504-512.

[46] M. Enquist, K. Eriksson y S. Ghirlanda, "Critical Social Learning: a Solution to Rogers's paradox of nonadaptative culture", *American Anthropologist,* 109, 4, pp. 727-734.

[47] J. Henrich y R. Boyd, *supra,* n. 42.

[48] L. Lehmann y M. W. Feldman, "The co-evolution of culturally inherited altruistic helping and cultural transmission under random group formation", *Theoretical Population Biology,* 73, 2008, pp. 506-516.

Hay evidencia de la conformidad en animales en taxones filogénicamente distantes. Day y sus colegas[49] ofrecen evidencia consistente con el sesgo de conformidad en peces *guppies* que se observa en los bancos de peces. Usando límites domésticos, encontraron que los grupos grandes eran más rápidos que los grupos pequeños al nadar a un área con comida a través de una división transparente, pero que la tendencia se revirtió cuando la división era opaca: los peces que nadaron hacia el área con comida perdían contacto visual con los otros peces. Aquí la fuerza de la conformidad es una función del tamaño del grupo y en la condición opaca el sesgo conformista limita la velocidad con la que los miembros del grupo grande nadan hacia el área con comida. Whiten, Horner y De Waal[50] dan evidencia de la conformidad en chimpancés que aprenden una tarea de recolección con dos métodos distintos de un demostrador entrenado. Los individuos que aprenden ambos métodos continuaron usando la acción normativa del grupo, que fue la primera que el demostrador introdujo, aun si el método alternativo era más eficiente en la ausencia de influencia social. Sin embargo, la investigación no descartó la posibilidad del sesgo de prestigio (véase más adelante) dirigido hacia el demostrador entrenado.

En humanos, Efferson y sus colegas[51] encontraron que la autoevaluación de las personas conformistas era consistente con su conducta en un experimento con aprendizaje social de un sesgo entre dos tecnologías etiquetadas arbitrariamente que diferían en la recompensa esperada: los aprendices sociales observaron la distribución de opciones entre los aprendices asociales. Sin embargo, también indicaron una gran variación en el sesgo dependiente de la frecuencia. De hecho, Eriksson y Coultas[52] ofrecen evidencia de anticonformismo en un cuestionario basado en respuestas a unas viñetas. El resultado, sugieren, está respaldado por la *teoría de impacto social*, desarrollada en la psicología social, que propone que las fuentes minoritarias de influencia tienen un impacto relativamente mayor que las fuentes mayoritarias.[53]

A continuación analizaremos los sesgos basados en modelos que se piensa evolucionan cuando copiar a un modelo constituye un atajo de bajo costo para evaluar el contenido de la información aprendida.[54] Sin embargo, en entornos varia-

[49] R. Day, T. Macdonald, C. Brown *et al.,* "Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging", *Animal Behaviour,* 62, 2001, pp. 917-925.

[50] A. Whiten, V. Horner y F. B. M. de Waal, "Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees", *Nature,* 437, 2005, pp. 737-740.

[51] C. Efferson, R. Lalive, P. Richerson *et al.,* "Conformists and mavericks: The empirics of frequency-dependent cultural transmission", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 56-64.

[52] K. Eriksson y J. Coultas, "Are people really conformist-biased? An empirical test and a new mathematical model", *Journal of Evolutionary Psychology,* 7, 2009, pp. 5-21.

[53] B. Latané y S. Wolf, "The social impact of majorities and minorities", *Psychological Review,* 88, 1981, pp. 438-453.

[54] J. Henrich y R. McElreath, *supra,* n. 23.

bles este tipo de estrategias puede ser susceptible a la difusión de información maladaptativa. Estrategias como imitar-individuos-conocidos o imitar-parientes asumen que el entorno no cambia mucho de una generación a otra y se pueden mantener por medio de la reciprocidad y la selección de parentesco.[55] Swaney y sus colegas ofrecen evidencia de que los peces *guppy* prefieren adquirir información sobre alimentos de sus parientes que de otros miembros de la especie.

Mesoudi[56] ofrece evidencia experimental que respalda la idea del sesgo basado-en-modelo en el que los aprendices copian las conductas de individuos exitosos, particularmente en entornos multimodales de aptitud donde el aprendizaje asocial es difícil; copiar a individuos exitosos es parte de una estrategia adaptativa flexible en la que los individuos usan tanto aprendizaje asocial como social. Imitar individuos exitosos es un método indirecto de adquisición de información adaptativa, pero se puede esperar que la selección natural favorezca la imitación de una gran cantidad de rasgos culturales de individuos exitosos cuando la evaluación directa de la utilidad de la información adquirida resulta costosa. Este sesgo puede constituir la base de la evolución cultural acumulativa en tanto que la atención de los aprendices se sesga hacia modelos que demuestran conductas adaptativas a lo largo de múltiples generaciones. Sin embargo, la misma estrategia puede permitir que se difundan rasgos maladaptativos o neutrales-para-la-aptitud, que van de la mano de los rasgos que sí son adaptativos cuando se recolectan rasgos de los individuos exitosos.

Henrich y Gil-White[57] explican cómo la imitación de individuos exitosos puede también generar jerarquías de prestigio, donde los aprendices muestran su deferencia con regalos o conductas serviciales a aquellos que consideran exitosos. Esto permite que otro atajo en los costos de recolección de información evolucione en tanto que los nuevos aprendices pueden evaluar los patrones de deferencia para determinar a quién deberían imitar. Estos métodos indirectos de evaluación permiten la difusión de conductas maladaptativas y pueden resultar en el modelo de R. A. Fisher de conductas que no promueven la supervivencia, donde los rasgos costosos son indicadores de prestigio. Este proceso podría explicar, por ejemplo, la producción de ñames *(Dioscorea)* enormes

[55] W. D. Hamilton, "The general evolution of social behaviour, I and II", *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1964, pp. 1-52; R. L. Trivers, "The evolution of reciprocal altruism", *Quarterly Review of Biology*, 46, 1971, pp. 35-57.

[56] A. Mesoudi, "An experimental simulation of the 'copy-successful-individuals' cultural learning strategy: Adaptive landscapes, producer-scrounger dynamics and informational access costs", *Evolution and Human Behavior*, 29, 2008, pp. 350-363.

[57] J. Henrich y F. J. Gil-White, "The evolution of prestige freely conferred deference as a mechanism for enchanting the benefits of cultural transmission", *Evolution and Human Behavior*, 22, 2001, pp. 165-196.

para banquetes como indicadores de prestigio entre los agricultores de la isla de Pohnpei.[58]

La evolución de los sesgos en aprendizaje social: sesgos de contenido

Los sesgos de contenido (o sesgos indirectos) incluyen la transmisión basada-en-recompensa, que asume que la probabilidad de adopción de una conducta tiene una relación directa con las características de la conducta observada.[59] Usando un enfoque de optimalización para comparar las reglas de aprendizaje social en un problema de *multi-armed bandit*, Schlag[60] descubrió que la estrategia más exitosa fue la *regla de imitación proporcional* en la que un individuo imita al demostrador que recibió una recompensa mayor. Los sesgos que dependen de la recompensa tienen consecuencias claras para la aptitud por lo que no nos sorprende encontrar estos sesgos en el reino animal, como en el caso de los espinosos *(Gasterosteidae).*[61]

Sperber[62] sugiere que el contenido de la información transmitida socialmente podría estar influido por sesgos cognitivos preexistentes. Algunos rasgos culturales como las máscaras y caricaturas parecen apuntar a modelos cognitivos establecidos, como el reconocimiento facial, donde los rasgos exagerados funcionan como superestímulos.[63] El hallazgo de Mesoudi, Whiten y Dunbar[64] de que la información sobre interacciones sociales entre terceros se transmitió con mayor fidelidad que la información con contenido no social, refleja un sesgo cognitivo que favorece la cognición por la inteligencia social. Otros sesgo es el de recordar y transmitir información poco contraintuitiva de manera más efectiva que cosas extrañas o raras, mostrado por Barrett y Nyhof,[65] quienes usaron una muestra de estudiantes estadunidenses. Además, hay evidencia de que la transmisión de información social estereotípica puede ser más estable que la información no estereotípica.[66]

[58] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5.

[59] *Idem.*

[60] K. Schlag, "Why imitate, and if so, how?", *Journal of Economic Theory,* 78, 1998, pp. 130-156.

[61] J. R. Kendal, L.-A. Giraldeau y K. N. Laland, *supra,* n. 36.

[62] D. Sperber, *Explaining culture,* Oxford University Press, Oxford, 1996.

[63] D. Sperber y L. A. Hirschfeld, "The cognitive foundations of cultural stability and diversity", *Trends in Cognitive Science,* 8, 2004, pp. 40-46.

[64] A. Mesoudi, A. Whiten y R. Dunbar, "A bias for social information in human cultural transmission", *British Journal of Psychology,* 97, 2006, pp. 405-423.

[65] J. L. Barrett y M. A. Nyhof, "Spreading non-natural concepts: The role of intuitive conceptual structures in memory and transmission of cultural materials", *Journal of Cognition and Culture,* 1, 2001, pp. 69-100.

[66] Y. Kashima, "Maintaining cultural stereotypes in the serial reproduction of narratives", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 26, 2000, pp. 594-604.

Los sesgos de contenido son comunes en muchos animales no humanos. Los sesgos en preferencias alimenticias en ratas noruegas se reflejan en la longevidad de una tradición aprendida socialmente por una preferencia alimentaria.[67] La preferencia de los peces *guppy* por el color rojo puede afectar tradiciones de rutas de escape indicadas con colores.[68] Las tradiciones putativas de las aves de emparrado *(Ptilonorhynchidae)* de decoración del nido muchas veces están sesgadas por la preferencia de colores de cada especie, lo cual es un sesgo que también se refleja en sus alimentos preferidos.[69]

Queda claro que hay muchas razones por las que hay sesgos de contenido y no se debería pensar que son necesariamente el resultado directo de la selección natural por un sesgo cognitivo particular.[70] Por ejemplo, los sesgos cognitivos pueden tener influencias de efectos del entorno durante el desarrollo, incluyendo la enculturación a normas sociales que le dan preferencia a la adopción de información. También puede haber interacciones entre los sesgos de contenido y los contextuales: dependiendo del entorno, algunos sesgos contextuales tienen una posibilidad alta de generar un sesgo de contenido por conductas no adaptativas.[71]

El contenido de una tradición también puede afectar su transmisibilidad sin recurrir a un sesgo cognitivo o a una postura adaptacionista. Tanaka, Kendal y Laland[72] muestran que se puede esperar la automedicación maladaptativa, a pesar de una tendencia a rechazar tal tratamiento, porque su cualidad maladaptativa prolonga el periodo del tratamiento y aumenta la oportunidad de transmisión social. Otro ejemplo es la preferencia por la composicionalidad en la evolución de las lenguas, que son infinitamente expresivas y por tanto es imposible memorizar el sistema completo de mapas de símbolos y significados. La composicionalidad, o las reglas de composición de símbolos, es una forma de sesgo de contenido que aumenta la facilidad de aprender una lengua mediante un "cuello de botella de aprendizaje", donde el número de estructuras aprendidas es naturalmente limitado.[73] La composicionalidad podría ser adaptativa al

[67] B. G. Galef Jr. y C. Allen, "A new model system for studying animal tradition", *Animal Behavior*, 50, 1995, pp. 705-717.

[68] S. M. Reader, J. R. Kendal y K. N. Laland, "Social learning through local enhancement in wild guppy fish in Trinidad", *Animal Behavior,* 66, 2003, pp. 729-739.

[69] J. R. Madden, "Do bowerbirds exhibit cultures?", *Animal Cognition,* 11, 2008, pp. 1-12.

[70] D. Sperber y L. A. Hirschfeld, *supra,* n. 63.

[71] N. Claidiere y D. Sperber, "The role of attraction in cultural evolution", *Journal of Cognition and Culture*, 7, 2007, pp. 89-111.

[72] M. M. Tanaka, J. R. Kendal y K. N. Laland, "From traditional medicine to witchcraft: Why medical treatments are not always efficacious", *PLoS ONE,* 4, 2009, pp. 1-9.

[73] K. Smith y S. Kirby, "Cultural evolution: Implications for understanding the human language faculty and its evolution", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 3591-3603.

mejorar el rango comunicativo de la expresión o el significado,[74] y así hay una selección potencial de sesgos cognitivos que den preferencia a la composicionalidad.[75] Sin embargo, el análisis ESS (ciencia del sistema de la Tierra) de Smith y Kirby[76] de los aprendices bayesianos de la lengua sugiere una alternativa: que la evolución cultural puede proteger a la maquinaria cognitiva de manera que la selección no la afecte, siempre y cuando los individuos elijan la gramática basándose en la evidencia anterior. De manera consecuente, se puede predecir que el sesgo composicional minimiza los costos neuronales asociados.

Modos de transmisión social

Comúnmente hay una relación entre el contenido de una tradición y su modo de transmisión. En términos generales, hay tres modos de transmisión: vertical, de los padres a los hijos; oblicuo, de generaciones parentales a las generaciones de los hijos (pero no de los padres a los hijos), y horizontal, dentro de una generación o en un grupos de iguales. Cavalli-Sforza y Feldman[77] ofrecen un análisis matemático detallado de estos tres modelos de transmisión. Los modelos poblacionales se pueden adaptar para estudiar varias formas de transmisión vertical de rasgos culturales (afines a rasgos genéticos), mientras que modelos epidemiológicos se pueden modificar para estudiar la transmisión horizontal de rasgos culturales (afines a rasgos de enfermedades). Huelga decir que los modelos se modifican para incorporar los procesos de transmisión que son distintos de los análogos biológicos.

La teoría sugiere que los rasgos transmitidos verticalmente deberían ser los mejor conservados entre los tres modelos por varias razones. Puede haber un efecto de desarrollo, porque los padres tienen la oportunidad de transmitir información a sus hijos cuando éstos son particularmente sensibles a adquirir preferencias que luego pueden retener.[78] También puede haber un efecto transgeneracional en tanto que las tradiciones transmitidas verticalmente deben permanecer útiles a lo largo de varias generaciones, y es poco probable que sean efectivas si

[74] Por ejemplo, véase M. A. Nowak, J. B. Plotkin y V. A. A. Jansen, "The evolution of syntactic communication", *Nature,* 404, 2000, pp. 495-498.

[75] N. Chomsky, *Rules and representations,* Basil Blackwell, Londres, 1980; S. Pinker y P. Bloom, "Natural language and natural selection", *Behavioral and Brain Sciences,* 13, 1990, pp. 707-784.

[76] K. Smith y S. Kirby, *supra,* n. 73.

[77] L. L. Cavalli-Sforza y M. W. Feldman, *supra,* n. 5.

[78] C. R. Guglielmino, C. Viganotti, B. Hewlett y L. L. Cavalli-Sforza, "Cultural variation in Africa: Role of mechanisms of transmission and adaptation", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 92, 1995, pp. 7585-7589.

el entorno (donde se aplican las tradiciones) cambia rápido.[79] En cambio, la información transmitida de manera horizontal puede ser más útil en un entorno efímero.[80] Los sesgos de contexto también se pueden asociar de manera no aleatoria con el modo de transmisión. Por ejemplo, el aprendizaje familiar de conductas altruistas puede facilitarse mediante normas sociales que respalden la cooperación a gran escala; estas normas sociales se pueden transmitir de forma oblicua u horizontal; por ejemplo, al homogeneizar la conducta dentro de grupos por medio de la imitación de la mayoría o de la transmisión de uno-a-muchos.[81]

La transmisión horizontal se considera relativamente común en animales no humanos, mientras que la transmisión vertical parece ser prevalente en humanos.[82] En entornos que cambian rápidamente, las tradiciones relacionadas con las áreas de recolección o las rutas de escape de depredadores sólo pueden ser adaptativas por periodos cortos de tiempo (en una sola temporada o incluso algunos días o minutos). Una transición que va de la transmisión predominantemente horizontal a la predominantemente vertical puede ser el resultado de la extensión de periodo de cuidado parental y, se especula, de una reducción en la variación ambiental por medio de la construcción de nichos.[83] La transmisión vertical se reduce cuando el periodo de cuidado parental es corto y cuando la información sólo se puede aprender después del desarrollo cognitivo suficiente de los descendientes. Las adaptaciones pélvicas de los hominoideos que permiten el bipedalismo limitan el tamaño del cerebro en el nacimiento y así, se asocian con altricidad secundaria y madurez retardada, lo cual permite un tiempo largo para la enculturación y el aprendizaje social transgeneracional.[84]

Un modelo de McElreath y Strimling[85] predice que la transmisión vertical sucede cuando la conducta aprendida afecta la fertilidad en lugar de la supervivencia hasta la adultez, simplemente porque la selección que actúa en la fertilidad afecta la posibilidad de transmisión vertical. Guglielmino y sus colegas[86]

[79] K. N. Laland, P. J. Richerson y R. Boyd, "Developing a theory of animal social learning", en C. M. Heyes y B. G. Galef Jr. (eds.), *Social learning in animals: The roots of culture,* Academic Press, Londres, 1996, pp. 129-154; R. McElreath y P. Strimling, *supra,* n. 6.

[80] K. N. Laland y J. R. Kendal, *supra,* n. 20.

[81] L. Lehmann, M. W. Feldman y K. R. Foster, "Cultural transmission can inhibit the evolution of altruistic helping", *American Naturalist,* 170, 2008, pp. 12-24; P. J. Richerson y R. Boyd, *supra,* n. 25.

[82] K. N. Laland, P. J. Richerson y R. Boyd, *supra,* n. 79; S. Shennan y J. Steele, "Cultural learning in hominids: A behavioural ecological approach", en H. Box y K. Gibson (eds.), *Mammalian social learning,* Cambridge University Press, Cambridge, 1999, pp. 367-388.

[83] F. J. Odling-Smee, K. N. Laland y M. W. Feldman, "Niche construction: The neglected process in evolution", *Monographs in Population Biology,* 37, 2003, Princeton University Press, Princeton.

[84] F. Coward y C. Gamble, "Big brains, small worlds: Material culture and the evolution of the mind", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 1969-1979.

[85] R. McElreath y P. Strimling, *supra,* n. 6.

[86] C. R. Guglielmino, C. Viganotti, B. Hewlett y L. L. Cavalli-Sforza, *supra,* n. 78.

organizaron 47 rasgos culturales de 227 sociedades africanas en tres modelos (difusión démica, adaptación ambiental y difusión cultural). Estos autores encontraron que la mayoría de los rasgos, en particular los que afectan la estructura de la familia, encajaban con el modelo démico y así era más probable que se transmitieran verticalmente.[87] Sólo algunos rasgos como las tradiciones relacionadas con el hogar (afectadas por la ecología local) y modas encajaron con el modelo cultural de trasmisión horizontal (u oblicua). Hewlett, Silvestra y Guglielmino[88] usaron un análisis similar y encontraron transmisión vertical de la estratificación familiar, comunitaria y política. Además, encontraron evidencia de transmisión horizontal u oblicua en la construcción de casas y en tradiciones de restricciones sexuales posparto.

Varias investigaciones han examinado cómo, en la historia reciente y en la sociedad contemporánea, la reducción típica del tamaño familiar preferido, acompañada por la modernización (la transición demográfica) puede verse afectada por una transición, de la transmisión vertical, a la transmisión horizontal u oblicua. Newson y sus colegas[89] sugieren que a partir de la modernización y la tendencia de alejarse de la familia, hay un incremento en la influencia de personas que no son parientes (que usualmente aconsejan tener una familia pequeña) y una disminución de la influencia de parientes (que promueven la reproducción en mayor medida). Borenstein, Kendal y Feldman[90] muestran cómo la educación mejorada, que va de la mano de la modernización, permite la construcción de canales de comunicación que facilitan la transmisión horizontal de información por donde se filtran las preferencias por el control de la fertilidad. Ihara y Feldman[91] modelan la sugerencia de Boyd y Richerson[92] de que los individuos que tienen menos hijos de lo normal pueden invertir para que los hijos alcancen posiciones sociales de alto estatus (como líderes o maestros), donde pueden influir a otras personas, transmitiendo información a muchos. Esta forma de transmisión horizontal y oblicua puede resultar en la difusión de una preferencia por un tamaño pequeño de la familia en la población. La transmisión de uno-a-muchos también puede favorecer la evolución cultural de conductas al-

[87] Aunque el modelo también puede ser consistente con otros sesgos de transmisión conservadores como la conformidad; J. J. Tehrani y M. Collard, *supra,* n. 6.

[88] B. S. Hewlett, A. Silvestra y C. R. Guglielmino, "Semes and genes in Africa", *Current Anthropology,* 43, 2002, pp. 313-321.

[89] L. Newson, T. Postmes, E. G. Lea y P. Webley, "Why are modern families small? Toward an evolutionary and cultural explanation for the demographic transition", *Personality and Social Psychology Review,* 9, 2005, pp. 360-375.

[90] E. Berenstein, J. R. Kendal y M. W. Feldman, "Cultural niche construction in a meta-population", *Theoretical Population Biology,* 70, 2006, pp. 92-104.

[91] Y. Ihara y M. W. Feldman, "Cultural niche construction and the evolution of small family size", *Theoretical Population Biology,* 65, 2004, pp. 105-111.

[92] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5.

truistas por lo que podría ser un modo más efectivo de transmisión que el sesgo conformista.[93]

Procesos de aprendizaje social

Los modos de transmisión y los sesgos de contenido muchas veces se asocian con los procesos (o mecanismos) de aprendizaje social. La mayoría de los procesos de aprendizaje social se definen en términos del papel que el demostrador tiene en la producción de una conducta en el observador que imita.[94] Hoppitt y Laland[95] exponen un esquema de clasificación detallado de los procesos de aprendizaje social. Aquí consideramos sólo algunos de los procesos que ilustran el rango de capacidad cognitiva que puede requerir el aprendizaje social. Las formas más simples de aprendizaje social son los efectos de mejora social, donde un conespecífico le señala al aprendiz social un tipo de estímulo particular *(indicación de estímulos)* o le señala un lugar *(indicación de lugar).* El demostrador dirige la atención del aprendiz hacia un estímulo o lugar particular; por medio de este "aprendizaje de un solo estímulo",[96] el individuo puede aprender algo nuevo del entorno, como la relación entre un lugar y el alimento (una forma de condicionamiento clásico) o una nueva técnica de obtención de recursos que se enfoca en el estímulo novedoso (una forma de condicionamiento instrumental). Es posible que estas formas simples de aprendizaje social existieran en el ancestro común de los vertebrados (aunque esto no se ha comprobado) y se ha mostrado que muchos taxones extintos han usado la indicación de estímulos (o de lugar).[97]

El proceso de aprendizaje social de la *emulación* usualmente requiere una capacidad cognitiva más desarrollada que el proceso de indicación y se ha encontrado evidencia de la imitación en aves, monos y homínidos. El *aprendizaje por emulación*, originalmente definido por Tomasello,[98] sucede cuando el observador aprende a partir del cambio que ocurre en el entorno durante la manipulación de un demostrador, no aprende necesariamente de la conducta del demostrador como tal; aunque el término *emulación* se ha usado de varias formas.[99]

[93] L. Lehmann y M. W. Feldman, *supra,* n. 48.

[94] C. M. Heyes, "Social learning in animals: Categories and mechanisms", *Biological Review,* 69, 1994, pp. 207-231.

[95] W. J. E. Hoppitt y K. M. Laland, *supra,* n. 18.

[96] C. M. Heyes, *supra,* n. 94.

[97] W. J. E. Hoppitt y K. M. Laland, *supra,* n. 18.

[98] M. Tomasello, "Cultural transmission in the tool use and communicatory signalling of chimpanzees?", en S. Parker y K. Gibson (eds.), *Language and intelligence in monkeys and apes: Comparative developmental perspectives,* Cambridge University Press, Cambridge, 1990, pp. 274-311.

[99] D. M. Custance, A. Whiten y T. Fredman, "Social learning of artificial fruit processing in capuchin monkeys *(Cebus apella)*", *Journal of Computational Psychology,* 113, 1999, pp. 13-23; véase recuadro x.2.

RECUADRO X.2. EMULACIÓN E IMITACIÓN

El aprendizaje por emulación puede manifestarse de formas distintas.[a] Al observar a un demostrador que manipula un objeto para obtener comida, el observador puede *1)* aprender a copiar el movimiento del objeto, lo cual se conoce como *reconstrucción del movimiento del objeto* (OMR), *2)* aprender las propiedades de un objeto y cómo se puede manipular, lo cual se conoce como *aprendizaje asequible,* o *3)* aprender que la comida se puede obtener al manipular el objeto sin reproducir necesariamente la conducta demostrada, lo cual se conoce como *emulación del objetivo.* Estas versiones de emulación se pueden usar en combinación. Por ejemplo, un observador puede aprender sobre las posibilidades que le ofrece el objeto y recrear el objetivo a partir la conducta del demostrador.

La imitación puede requerir que un individuo *1)* transforme una acción observada en un patrón; *2)* que sea capaz de imitar una acción perceptualmente opaca, donde la percepción del imitador que se asocia con la observación de una acción (llevada a cabo por un demostrador o un modelo) es muy diferente a la percepción que se asocia con la ejecución de la acción, y *3)* que tenga cierta comprensión de la intención de la acción. Tanto en aves como hominoideos, hay evidencia de la imitación de acciones "perceptualmente opacas" aunque aún se debate si esto requiere que el imitador entienda las intenciones del demostrador de la acción.[b] Algunos hominoideos muestran una gran habilidad en formas complejas de imitación. En los chimpancés hay evidencia de imitación a "nivel de programa", donde secuencias no arbitrarias de conductas se copian para extraer comida en una tarea.[c] Byrne y Byrne[d] sugieren que es probable que los gorilas usen imitación de secuencias para manipular hojas de plantas que están protegidas por espinas y ganchos.[e] También, la imitación de "haz lo que yo hago", que se observa sólo en hominoideos y delfines, puede requerir cierta conciencia del concepto mismo de la imitación,[f] aunque tal vez la enculturación y el aprendizaje basado en recompensas asociado con el "haz lo que yo hago" puede ser la explicación de que estas especies muestren esta capacidad. Es posible que los cuervos de Nueva Caledonia usen imitación de secuencias de varios pasos para crear herramientas para extraer insectos.[g] Los paseriformes copian largas secuencias de unidades musicales, aunque percibir un estímulo auditivo y generar una respuesta no requiere la misma capacidad cognitiva de la imitación visual de una conducta.[h]

Whiten y sus colegas[i] sugieren que algunas instancias de OMR, "reconstrucción del movimiento del objeto", pueden requerir mecanismos cognitivos similares. Por ejemplo, tanto la imitación como la OMR se pueden usar para copiar la manipulación perceptualmente opaca de un objeto. Además, tanto la imitación de tareas perceptualmente opacas como la emulación de objetivos pueden requerir que el observador se ponga en los zapatos del demostrador.[j]

[a] A. Whiten, V. Horner, C. A. Litchfield y S. Marshall-Pescini, "How do apes ape?", *Learning and Behavior,* 32, 2004.

[b] C. M. Heyes, "Theory of mind in non-human primates", *Behavioral and Brain Sciences,* 21, 1998, pp. 101-148; M. Tomasello, "Do apes ape?", en C. M. Heyes y B. G. Galef Jr. (eds.), *Social learning in animals: The roots of culture,* Academic Press, Londres, 1996, pp. 1996.

[c] V. Horner y A. Whiten, "Casual knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees *(Pan troglodytes)* and children *(Homo sapiens)*", *Animal Behavior,* 8, 2005, pp. 164-181.

[d] W. R. Byrne y J. M. E. Byrne, "Complex leaf gathering skills of mountain gorillas *(Gorilla g. beringei):* Variability and standardization", *American Journal of Primatology,* 31, 1993, pp. 241-261.

[e] Sin embargo, véase C. Tennie, D. Hedwig, J. Call y M. Tomasello, "An experimental study of nettle feeding in captive gorillas", *American Journal of Primatology,* 70, 2008, pp. 1-10.

[f] A. Whiten, "Primate culture and social learning", *Cognitive Science,* 24, 2000, pp. 477-508.

[g] G. R. Hunt y H. D. Gray, "Diversification and cumulative culture in New Caledonian crow tool manufacture", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. 867-874.

[h] T. R. Zentall, "Action imitation in birds", *Learning and Behavior,* 32, 2004, pp. 15-23.

[i] A. Whiten, V. Horner, C. A. Litchfield y S. Marshall-Pescini, *supra,* n. a.

[j] Se puede encontrar un análisis más detallado de la imitación y la emulación en C. M. Heyes, "Evolution, development and intentional control of imitation", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 364, 2009, pp. 2293-2298.

El proceso de aprendizaje social por imitación se puede definir como "el proceso por el cual un individuo copia alguna parte de la forma de la acción de otro".[100] A pesar de esta simple definición, los investigadores han tenido muchas dificultades para estudiar la imitación pues hay muchos otros procesos de aprendizaje que se tienen que controlar. La imitación ha sido el foco de muchas investigaciones de psicólogos que están conscientes de que la imitación podría requerir mecanismos cognitivos complejos.[101]

Horner y Whiten[102] examinaron la tendencia de los chimpancés salvajes y de niños humanos de tres o cuatro años de edad de usar la emulación o la imitación para llevar a cabo tareas que requieren el uso de herramientas. Los sujetos observaron a un humano demostrando acciones causalmente relevantes e irrelevantes con una herramienta para obtener una recompensa de una caja de rompecabezas. Los chimpancés, a diferencia de los niños, ignoraron las acciones irrelevantes cuando el efecto de la tarea era visible, lo cual indica que los chimpancés usaron emulación, mientras que los niños usaron imitación. El enfoque de los chimpancés en los resultados de la acción demostrada es consistente con el trabajo de Call, Carpenter y Tomasello,[103] quienes mostraron que unos chimpancés que observaron a un demostrador usar dos métodos para conseguir una recompensa, uno efectivo y el otro fallido, lograron ignorar el método fallido y copiar el efectivo: así usaron la habilidad de información causal. Los niños tenían la edad suficiente para ya haber desarrollado la capacidad cognitiva de entender las mecánicas causales de la tarea, pero los niños tienen una tendencia mayor a pensar que las acciones del demostrador son intencionales.[104]

Hay biólogos y antropólogos que han señalado que la imitación puede tener una significancia evolutiva en los homínidos; piensan que es un prerrequisito de la "evolución cultural acumulativa", donde la información se adquiere por medio del aprendizaje social y luego se modifica, lo cual resulta en un incremento de la complejidad o la eficiencia de la información transmitida a lo largo de las generaciones culturales.[105] Es posible que sólo la imitación permita la transmisión directa de información sobre cómo resolver una tarea con alta fidelidad y bajo cos-

[100] A. Whiten, V. Horner, C. A. Litchfield y S. Marshall-Pescini, "How do apes ape?", *Learning and Behavior,* 32, 2004, p. 38.

[101] Recuadro x.2.

[102] V. Horner y A. Whiten, "Casual knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees *(Pan troglodytes)* and children *(Homo sapiens)*", *Animal Behavior,* 8, 2005, pp. 164-181.

[103] J. Call, M. Carpenter y M. Tomasello, "Copying results and copying actions in the process of social learning: Chimpanzees *(Pan troglodytes)* and human children *(Homo sapiens)*", *Animal Cognition*, 8, 2005, pp. 151-163.

[104] G. Gergely, H. Bekkering e I. Király, "Rational imitation in preverbal infants", *Nature,* 415, 2002, p. 755.

[105] M. Tomasello, *The cultural origins of human cognition,* Harvard University Press, Cambridge, 1999.

to para el imitador.[106] Se ha observado que los chimpancés tienen una capacidad elevada de imitación que posiblemente influye en la comprensión del concepto de lo que significa imitar y la habilidad de copiar secuencias de acciones.[107]

Todos los procesos mencionados anteriormente pueden resultar de forma inadvertida en aprendizaje social (es decir, de forma inadvertida para el demostrador). Sin embargo, también es posible que estos procesos se usen en la transferencia activa de la información por medio de la enseñanza.[108] Caro y Hauser[109] proponen que la enseñanza requiere que el maestro modifique su propia conducta en presencia del aprendiz, lo cual genera un costo para el maestro (o, cuando menos, no le genera un beneficio inmediato) con el resultado de mejorar el ritmo (o la eficiencia) de aprendizaje en el aprendiz. Hay evidencia de enseñanza en muchos animales, como hormigas que guían a los trabajadores nativos a la comida por medio de *tandem running,*[110] así como chitas y suricatos que liberan a presas ya capturadas para que los jóvenes las vuelvan a cazar.[111] La enseñanza en los animales sucede de varias formas: a veces se observa la "indicación de un estímulo"; otras, hay un demostrador que ejemplifica una conducta para que los aprendices la copien; en otras ocasiones se altera el entorno que la conducta aprendida afecta (por ejemplo, al darle a los jóvenes una presa herida) e incluso hay especies en las que los demostradores entrenan a los aprendices gradualmente (por ejemplo: los suricatos primero le dan a sus aprendices escorpiones muertos, luego heridos y finalmente intactos conforme la habilidad de caza de los aprendices aumenta).[112] La enseñanza en animales no humanos representa un costo inmediato y por lo tanto se puede considerar una forma de conducta altruista que podría evolucionar en grupos pequeños por medio de la selección de parentesco o la reciprocidad directa.[113]

[106] E. Jablonka y M. J. Lamb, "Precis of *Evolution in four dimensions*", *Behavioral and Brain Sciences,* 30, 2006a, pp. 353-392; E. Jablonka y M. J. Lamb, *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life,* MIT Press, Princeton, 2006b.

[107] M. Nielsen, E. Collier-Baker, J. M. Davis y T. Suddendorf, "Imitation recognition in a captive chimpanzee *(Pan troglodytes)*", *Animal Cognition,* 8, 2005, pp. 31-36; A. Whiten, "The second inheritance system of chimpanzees and humans", *Nature,* 437, 2005, pp. 52-55; A. Whiten, V. Horner, C. A. Litchfield y S. Marshall-Pescini, *supra,* n. 100.

[108] W. J. E. Hoppitt, G. R. Brown, R. Kendal *et al.,* "Lessons from animal teaching", *Trends in Ecology and Evolution,* 23, 2008, pp. 486-493.

[109] T. M. Caro y M. D. Hauser, "Is there teaching in nonhuman animals?", *Quarterly Review of Biology,* 67, 1992, pp. 151-174.

[110] Un proceso de reclutamiento usado por algunas especies de hormigas en las que éstas le enseñan a sus compañeras dónde está la comida; N. R. Franks y T. Richardson, "Teaching in tandem-running ants", *Nature,* 439, 2006, p. 153.

[111] T. M. Caro y M. D. Hauser, *supra,* n. 109; A. Thornton y K. McAuliffe, "Teaching in wild meerkats", *Science,* 313, 2006, pp. 227-229.

[112] W. J. E. Hoppitt, G. R. Brown, R. Kendal *et al., supra,* n. 108.

[113] W. D. Hamilton, *supra,* n. 55; W. J. E. Hoppitt, G. R. Brown, R. Kendal *et al., supra,* n. 108;

Una forma importante de comunicación activa de la información es mediante el simbolismo y la lengua. Hay sistemas de comunicación semánticos tradicionales que se observan en algunos animales no humanos: incluyendo algunos tipos de comunicación gestual en chimpancés y dialectos vocálicos en cetáceos y pájaros cantores *(Passeri).*[114] Muchos primates del bosque y especies de aves tienen repertorios limitados y esto puede favorecer la evolución de señales combinatorias (por ejemplo, en los monos de nariz blanca *Cercopithecus nictitans*).[115] Smith y Kirby[116] afirman que la sintaxis única de las lenguas humanas es el resultado de una combinación de características de la lengua (definidas originalmente por Hockett),[117] que son: la arbitrariedad ("el vínculo entre los significantes del mensaje y los significados puede ser arbitrario"); la dualidad de los patrones ("algunas decenas de fonemas se combinan para formar decenas de millares de palabras"); la recursión ("una señal de cierta categoría puede contener componentes que son de la misma categoría"), y la composicionalidad (definida anteriormente).

Las lenguas humanas permiten la comunicación de información funcional sobre el pasado o el futuro para predecir estados ambientales; también describen realidades imaginadas que pueden ser importantes para la evolución cultural de la religión. Tomasello[118] sugiere que, aunque la comunicación en otros hominoideos "casi de manera exclusiva tiene el propósito de hacer que otros hagan lo que uno quiere", los humanos muchas veces están dispuestos a compartir información y tienen una capacidad elevada de pedagogía. A diferencia de sistemas de comunicación vocal no humanos, la capacidad humana de compartir un sistema recursivo composicional, en particular, permite comunicar significados infinitos. En conjunto con la coevolución de la anatomía, el control motriz, la percepción de sonidos y la capacidad gramatical, la evolución de la lengua (así como sus efectos en la enseñanza) es un aspecto central de una transición fundamental de la evolución humana.[119]

Premack[120] sugiere que tanto la lengua como la teoría de la mente son carac-

A. Thorton y N. J. Raihani, "The evolution of teaching", *Animal Behavior,* 75, 2008, pp. 1823-1836; R. L. Trivers, *supra,* n. 55.

[114] J. Call y M. Tomasello (eds.), *The gestural communication of apes and monkeys,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, Nueva Jersey, 2004; C. K. Catchpole y P. J. B. Slater, *Bird song: Biological themes and variations,* Cambridge University Press, Cambridge, 1995; L. E. Rendell y H. Whitehead, "Culture in whales and dolphins", *Behavioral and Brain Sciences,* 24, 2001, pp. 309-382.

[115] K. Arnold y K. Zuberbuhler, "Semantic combinations in primate calls", *Nature,* 441, 2006, p. 303.

[116] K. Smith y S. Kirby, *supra,* n. 73.

[117] C. F. Hockett, "The origin of speech", *Scientific American,* 203, 1960, p. 6.

[118] M. Tomasello, "How are humans unique", *New York Times,* 25 de mayo de 2008.

[119] J. Maynard-Smith y E. Szathmary, *The major transitions in evolution,* Freeman, Londres, 1995.

[120] D. Premack, "Human and animal cognition: Continuity and discontinuity", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 13861-13867.

terísticas particulares de la enseñanza humana. Csibra y Gergely[121] proponen que la enseñanza o la "pedagogía" es una adaptación exclusivamente humana, aunque no piensan que la teoría de la mente de alto nivel o la lengua son prerrequisitos de la pedagogía. Así, los prerrequisitos que ellos señalan para la comunicación ostensiva de conocimientos relevantes y generalizables (es decir, relevantes y generalizables a circunstancias que van más allá del "aquí y ahora") se pueden observar en la enseñanza de la caza en suricatos. Además, en algunos procesos de aprendizaje tradicionales, como los aprendices en la producción de alfombras persas, la instrucción ostensiva puede ser rara y el aprendizaje parece realizarse mediante demostración inadvertida con intervenciones activas ocasionales.[122] Así, la enseñanza humana parece ser caracterizada por un continuo de procesos, desde los que requieren una capacidad cognitiva única hasta los que usan cognición que se puede observar en animales no humanos.[123]

Coevolución genética-cultural de la cognición y la cultura (principalmente) en el linaje homínido

La cultura humana se caracteriza por la tecnología compleja y los sistemas complejos de normas sociales. Ahora examinaré la evolución de las capacidades cognitivas necesarias para estos aspectos de la cultura humana. Los generadores potenciales de inteligencia social y tecnológica se han estudiado con métodos comparativos; por ejemplo, se ha sugerido que el tamaño del cerebro tiene una relación con la inteligencia. Este análisis comparativo usualmente usa la proporción del neocórtex (que está involucrada en las funciones cerebrales más desarrolladas). Este tipo de análisis debería poder lograr corregir los errores de investigaciones pasadas y debería analizar la historia filogenética compartida como una fuente de dependencia entre especies.

Hipótesis de inteligencia

La *hipótesis de la inteligencia social* (también llamada la *hipótesis del cerebro social* o *hipótesis de inteligencia maquiavélica*) sugiere que los primates evolucionaron un

[121] G. Csibra y G. Gergely, "Social learning and social cognition: The case for pedagogy", en Y. Munakata y M. H. Johnson (eds.), *Processes of change in brain and cognitive development: Attention and performance,* XXI, Oxford University Press, Oxford, 2006, pp. 249-274.

[122] J. Tehrani y F. Riede, "Towards an archeology of pedagogy: Learning, teaching and the generation of material culture traditions", *World Archaeology,* 40, 2008, pp. 316-331.

[123] W. J. E. Hoppitt, G. R. Brown, R. Kendal *et al., supra,* n. 108.

cerebro grande principalmente como respuesta al selectivo entorno social, para poder manejar alianzas sociales volátiles.[124] Los investigadores examinaron la posibilidad de que el selectivo entorno social pudiera haber influido en la evolución de capacidades cognitivas de dominios específicos o en la evolución de módulos de inteligencia, como la *teoría de la mente.* La teoría de la mente es una reflexión de las creencias propias y ajenas conocidas como *estados de intención* de dos niveles; es decir, cuando "Yo *creo* que tú *supones* (que algo es de cierta forma)" el individuo identifica dos estados de intención distintos, el propio y el ajeno.[125] Esta capacidad podría ser crucial para el aprendizaje social sobre las alianzas y el entorno. También se ha sugerido que la teoría de la mente en la que se toma la perspectiva ajena es importante para las tareas de aprendizaje social (por ejemplo, las que se encuentran en algunas formas de enseñanza como procedimientos de "haz lo que yo hago").

Es posible observar la teoría de la mente en los chimpancés en términos muy generales.[126] La evidencia sugiere que los chimpancés tienen una psicología enfocada en los objetivos, una comprensión de los objetivos y de las intenciones de los otros.[127] Sin embargo, la evidencia actual sugiere que no poseen psicología (característica humana) de creencia-deseo, no entienden las "creencias falsas", donde "un observador predice o explica la conducta de un actor basándose en un juicio de lo que el actor cree que es la realidad, no de lo que realmente es la realidad como el observador la conoce (por ejemplo, el actor cree que la comida está en un lugar cuando el observador sabe que la comida está en otro)".[128]

Los análisis de Dunbar y sus colegas proveen evidencia de que el tamaño de los grupos humanos y el engaño táctico son buenos predictores de la proporción del neocórtex en los primates, carnívoros y murciélagos.[129] Dunbar[130] reconoce que la fuerza de selección se deriva de la ecología, pero sugiere que es probable que la solución adaptativa fuera el desarrollo de habilidades sociocognitivas y no el

[124] W. R. Byrne y A. Whiten (eds.), *Machiavellian intelligence,* Oxford University Press, Oxford, 1988; N. K. Humphrey, "The social function of intellect", en P. P. G. Bateson y R. A. Hinde (eds.), *Growing points in ethology,* Cambridge University Press, Cambridge, 1976, pp. 303-317; H. Kummer, L. Daston, G. Gigerenzer y J. Silk, "The social intelligence hypothesis", en P. Weingart, P. Richerson, S. D. Mitchell y S. D. Maasen (eds.), *Human by nature: Between biology and the social sciences,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, Nueva Jersey, 1997, pp. 157-179.

[125] R. I. M. Dunbar, "The social brain: Mind, language and society in evolutionary perspective", *Annual Review of Anthropology,* 32, 2003, p. 170.

[126] J. Call y M. Tomasello, "Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later", *Trends in Cognitive Science,* 12, 2008, pp. 187-192.

[127] A. Whiten, V. Horner, C. A. Litchfield y S. Marshall-Pescini, *supra,* n. 100.

[128] J. Call y M. Tomasello, *supra,* n. 126, p. 189.

[129] R. A. Barton y R. I. M. Dunbar, "Evolution of the social brain", en A. Whiten y R. W. Byrne (eds.), *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations,* Cambridge University Press, Cambridge, 1997; R. I. M. Dunbar, *supra,* n. 125.

[130] R. I. M. Dunbar, *supra,* n. 125.

desarrollo de inteligencia técnica individual. Se requerían grandes cerebros para pagar el costo de la vida social (por ejemplo, la vinculación social grupal) generada por cambios en el entorno, y las habilidades ecológicas fueron un resultado, no la causa de este proceso. Los análisis de Dunbar y sus colegas sugieren que la relación entre el tamaño del cerebro y el tamaño del grupo se encuentra particularmente en primates antropoides y pudo originarse en la selección inducida por la exigencia de la vida en pareja, que tiene una relación positiva con el tamaño del cerebro en los vertebrados.[131]

En las aves, el neopalio (equivalente del neocórtex) parece ser más grande en los córvidos, que son relativamente sociales, que en otras especies.[132] Su trabajo respalda la hipótesis de inteligencia social con la base de que la selección actúa en la capacidad de mantener un registro del estatus de un número mayor de individuos en grupos más grandes. Sin embargo, en términos del tamaño absoluto del cerebro, queda claro que la relación entre los grandes cerebros y las tareas cognitivas sociales complejas no es positiva, como en el caso de la chara californiana *(A. californica).* Clayton, Dally y Emery[133] sugieren que estas aves almacenadoras de comida han generado una carrera armamentista cognitiva, donde tanto las estrategias de almacenamiento de comida como las de robo de comida se han desarrollado para maximizar recursos. Otro caso extraño de complejidad social en una especie de cerebro pequeño es el de los "peces limpiadores" que remueven ectoparásitos, mucosidad y escamas de los "peces clientes".[134] Bshary, Salwiczek y Wickler[135] juntaron evidencia de "nepotismo, prestigio social, reciprocidad, formación de alianzas, engaños tácticos, castigos y reconciliación… reconocimiento de individuos y conocimiento de las relaciones entre otros individuos" en este sistema de peces (aunque los peces no tienen mecanismos cognitivos subyacentes). La influencia de la elección en la *inteligencia atécnica* (o *inteligencia aecológica*) está respaldada por la evidencia de correlaciones con el tamaño del cerebro. Las aves muestran una relación positiva entre el tamaño del cerebro y las habilidades ecológicas; por ejemplo, entre el tamaño del hiperestriado ventral y el neoestriado (equivalente al neocórtex de los mamíferos) y

[131] R. I. M. Dunbar y S. Shultz, "Evolution in the social brain", *Science,* 317, 2007, pp. 1344-1347.

[132] N. J. Emery y N. S. Clayton, "The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes", *Science,* 306, 2004, pp. 1903-1907.

[133] N. S. Clayton, J. M. Dally y N. J. Emery, "Social cognition by food-catching corvids: The western scrub-jay as a natural psychologist", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 507-522.

[134] I. M. Cote, "Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea", *Oceanographic and Marine Biology,* 38, 2000, pp. 311-355.

[135] R. Bshary, L. Salwiczek y W. Wickler, "Social cognition in non primates", en R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett (eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, p. 86.

el ritmo de innovación.[136] Además, en mamíferos y aves el volumen del hipocampo tiene una correlación positiva con el desempeño de tareas espaciales.[137]

Reader y Laland[138] realizaron una comparación filogenética entre primates y generaron evidencia de la evolución de una capacidad general para la inteligencia. Encontraron que el tamaño del neocórtex tenía una relación con una serie de factores como la evidencia de innovación, el aprendizaje social y el uso de herramientas. Ellos sugieren que los "individuos que son capaces de inventar soluciones a retos ecológicos o explotar los descubrimientos e invenciones de otros pudieron haber tenido una ventaja selectiva sobre conespecíficos menos capaces, lo cual generó la selección de aquellos cuyas regiones cerebrales facilitaron técnicas complejas y conductas sociales".[139]

Aunque hay algunas excepciones, la encefalización parece ser un buen predictor de conductas tradicionales, tanto diversas como estables, dentro de las poblaciones de chimpancés, orangutanes, delfines y humanos.[140] Resulta interesante que estas cuatro especies son capaces de aprender el concepto de imitación para llevar a cabo rutinas de "haz lo que yo hago" (ausentes en monos) y tienen la capacidad de autorreconocerse en un espejo (entre los monos, sólo los titís cabeza blanca, *Saguinus oedipus,* muestran esta capacidad).[141] La evidencia de los trastornos del espectro autista sugiere que algunos aspectos de la inteligencia social podrían ser modulares, como el autorreconocimiento y la teoría de la mente, así como la capacidad de imitar.[142] De hecho, se ha propuesto que las neuronas espejo (o neuronas especulares), que se activan cuando se realiza una acción y se observa la acción realizada, son importantes para la imitación y la teoría de la mente en tanto que vinculan el estado mental propio al de otros.[143]

[136] L. Lefebvre, S. M. Reader y D. Sol, "Brains, innovations and evolution in birds and primates", *Brain, Behavior and Evolution,* 63, 2004, pp. 233-246.

[137] R. Bshary, L. Salwiczek y W. Wickler, *supra,* n. 135; J. R. Krebs, N. S. Clayton, S. D. Healy *et al.,* "The ecology of the avian brain: Food-sorting memory and the hippocampus", *Ibis,* 138, 1996, pp. 34-46.

[138] S. M. Reader y K. N. Laland, "Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 99, 2002, pp. 4436-4441.

[139] *Ibid.,* p. 4440.

[140] L. E. Rendell y H. Whitehead, *supra,* n. 114; C. P. van Schaik, M. Ancrenaz, G. Borgen *et al.,* "Orangutan cultures and the evolution of material culture", *Science,* 299, 2003, pp. 102-105; A. Whiten, J. Goodall, W. C. McGrew *et al.,* "Cultures in chimpanzees", *Nature,* 399, 1999, pp. 682-685.

[141] L. M. Herman, "Vocal, social and self-imitation by bottlenosed dolphins", en K. Dautenhahn y C. L. Nehaniv (eds.), *Imitation in animals and artifacts,* MIT Press, Cambridge, 2002, pp. 63-108; D. Reiss y L. Marino, "Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 98, 2001, pp. 5937-5942; M. Tomasello y J. Call, *Primate cognition,* Oxford University Press, Oxford, 1997.

[142] J. H. G. Williams, A. Whiten y T. Singh, "A systematic review of action imitation in autistic spectrum disorder", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 34, 2004, pp. 285-299.

[143] V. Gallese, "Before and below 'theory of mind': Embodied simulation and the neural correlates of social cognition", *Philosophical Transaction of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 659-669.

Un complemento de la hipótesis de la inteligencia social es la *hipótesis de la inteligencia cultural*.[144] Whiten y Van Schaik[145] conciben un "complejo adaptativo" caracterizado por la retroalimentación positiva entre la inteligencia y la evolución cultural de tal forma que "las capacidades de aprendizaje social, las oportunidades de aprendizaje social y la encefalización sugieren un proceso evolutivo en espiral en el que el aprendizaje social puede generar tradiciones, la aparición de tradiciones múltiples selecciona un aprendizaje social más elaborado, las tradiciones múltiples generan individuos más inteligentes, los individuos más inteligentes innovan y aprenden mejor y se selecciona la encefalización". Enquist y sus colegas[146] presentan un análisis matemático que sugiere que en la historia evolutiva humana la creatividad es necesaria, además de la transmisión social, para explicar el incremento exponencial observado en la cantidad de cultura. De manera consistente con la hipótesis de Whiten y Van Schaik, proponen que la cantidad de cultura y la capacidad creativa llevan un proceso de coevolución genético-cultural.

Herrmann y sus colegas[147] destacan que "las primeras habilidades de la cognición sociocultural en la ontogenia sirven como un tipo de arranque para el desarrollo particularmente complejo de la cognición humana en general" y para la adquisición de prácticas culturales útiles. Whiten y Van Schaik[148] también subrayan el papel del periodo de desarrollo que en los primates está caracterizado por un crecimiento posnatal lento asociado con el tamaño del cerebro en los mamíferos, en el desarrollo de la habilidad cognitiva, así como en la adquisición social de información. Los monos capuchinos, aunque no están particularmente bien encefalizados, comparten la característica de los hominoideos de diversidad de rasgos culturales y un desarrollo particularmente lento; además, muestran alta tolerancia social.[149]

Los biólogos evolutivos han planteado varias hipótesis donde la conducta influye de forma activa en las dinámicas genéticas evolucionistas. La hipótesis de la inteligencia cultural es una forma de hipótesis de *pulsión conductual* o *pul-*

[144] E. Herrmann, J. Call, M. V. Hernández-Lloreda *et al.*, "Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis", *Science,* 317, 2007, pp. 1360-1366; A. Whiten y C. P. van Schaik, "The evolution of animal 'cultures' and social intelligence", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 603-620.

[145] A. Whiten y C. P. van Schaik, *supra,* n. 144, p. 614.

[146] M. Enquist, S. Ghirlanda, A. Jarrick y C. A. Wachtmeister, "Why does human culture increase exponentially?", *Theoretical Population Biology,* 74, 2008, pp. 46-55.

[147] E. Herrmann, J. Call, M. V. Hernández-Lloreda *et al.*, *supra,* n. 144, p. 1360.

[148] A. Whiten y C. P. van Schaik, *supra,* n. 144.

[149] S. Perry, M. Panger, L. M. Rose *et al.*, "Traditions in wild whitefaced capuchin monkeys", en D. M. Fragaszy y S. Perry (eds.), *The biology of traditions: Models and evidence,* Cambridge University Press, Cambridge, 2003, pp. 391-425.

sión cultural,[150] que propone que la innovación y el aprendizaje social resultan en la invasión de nuevos espacios para construir nichos, que resultan en la exposición a nuevas presiones de selección y en la aceleración de la velocidad de la evolución anatómica. Otros procesos relacionados son el efecto Baldwin y la construcción de nichos culturales.[151]

El efecto Baldwin es un mecanismo por el cual se selecciona genéticamente la capacidad de un organismo de expresar un fenotipo ontogenético. En un entorno variable la plasticidad fenotípica es necesaria para generar respuestas ontogenéticas apropiadas para nuevos entornos y puede resultar en la selección de habilidades generales de aprendizaje.[152] Aprender puede generar consecuencias adaptativas complejas en la conducta que es poco probable que resultarán de selección genética sin aprendizaje; pero por el efecto Baldwin las variantes genéticas que reducen el costo o incrementan la eficiencia de la secuencia aprendida de conducta serían favorecidas por la selección natural, lo cual resulta en la evolución genética del mecanismo de desarrollo subyacente de la conducta. Por ejemplo, elementos de la secuencia conductual podrían evolucionar para borrarse de la memoria (sin perder la capacidad general del organismo de plasticidad en un entorno variable). Bateson[153] llama a este efecto la *pulsión adaptativa* porque la adaptabilidad del organismo ha generado un cambio en la trayectoria evolutiva (manteniendo un fenotipo que de otra forma sería poco probable que hubiera evolucionado como resultado sólo de la mutación genética). Bateson[154] sugiere que las secuencias complejas conductuales como la cultura de uso de herramientas, como se observa en los chimpancés, pudo ser el resultado del efecto Baldwin (el de la pulsión adaptativa), que mejoró la capacidad cognitiva en el linaje de los homínidos.

La construcción de nichos culturales es el proceso por el cual los organismos modifican o construyen aspectos del entorno selectivo como resultado de conductas o actividades transmitidas socialmente.[155] La selección inducida por los

[150] A. C. Wilson, "The molecular basis of evolution", *Scientific American,* 253, 1985, pp. 148-157; J. S. Wyles, J. G. Kunkel y A. C. Wilson, "Birds, behavior and anatomical evolution", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 80, 1983, pp. 4394-4397.

[151] J. M. Baldwin, *Development and evolution,* Macmillan, Nueva York, 1902; F. J. Odling-Smee, K. N. Laland y M. W. Feldman, *supra,* n. 83.

[152] L. W. Ancel, "Undermining the Baldwin expediting effect: Does phenotypic plasticity accelerate evolution?", *Theoretical Population Biology,* 58, 2000, pp. 307-319; P. P. G. Bateson, "The active role of behaviour in evolution", *Biological Philosophy,* 19, 2004, pp. 238-298.

[153] P. P. G. Bateson, "The adaptability driver: Links between behaviour and evolution", *Biological Theory,* 1, 2007, pp. 342-345.

[154] *Idem.*

[155] J. R. Kendal, J. J. Tehrani y J. Odling-Smee, "Human niche construction in interdisciplinary focus", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 2011, en producción; F. J. Odling-Smee, K. N. Laland y M. W. Feldman, *supra,* n. 83.

entornos alterados puede ocurrir en la variación genética o cultural, o en ambas, dependiendo de la "capacidad evolutiva" de cada forma de información heredable. Lo usual es que la evolución cultural ocurra a una velocidad mayor que la evolución genética, de tal modo que la retroalimentación entre construcción de nichos culturales y la selección o la variación genética puede acelerar la velocidad de la evolución genética. Esta dinámica pudo haber ocurrido en la evolución del tamaño del cerebro en el *Homo sapiens* arcaico durante la última mitad del Pleistoceno Medio, donde la invención de la cocina externalizó parcialmente el proceso digestivo. La selección en respuesta a esta modificación cultural del entorno se describe en parte en la *hipótesis del tejido costoso,* según la cual la cocina facilita la reducción del tamaño del estómago, lo que requiere menos reservas energéticas y se puede asumir el alto costo del metabolismo basal de un cerebro grande.[156]

Sterelney[157] reconoce que ambas hipótesis de la inteligencia, técnica y social, están encapsuladas en la construcción de nichos a partir de entornos ecológicos y sociales que resulta en la retroalimentación recíproca entre la selección de habilidades sociales y ecológicas. Sterelney se enfoca en los beneficios para la aptitud que resultan de generar reclusos por medio de la obtención cooperativa y tecnológica de recursos, que, mediada por la transmisión social, puede constituir una ventaja selectiva dentro del linaje de los homínidos que promueve el desarrollo de las inteligencias técnica y social. La construcción del entorno social y la acumulación concurrente de conocimiento técnico puede afectar la selección genética y la cultural. Este punto de vista corresponde con la *hipótesis de la inteligencia vygotskiana,* la cual propone que la evolución del tamaño del cerebro de los homínidos fue el resultado de compartir y dirigir la atención a problemas ecológicos para generar soluciones por medio de la cooperación y la colaboración.[158]

La tecnología muchas veces se puede incorporar en una "sociotecnología de participación pública", donde la cooperación y las normas sociales son necesarias.[159] Por ejemplo, en un contexto moderno, una audiencia pública puede requerir distintas combinaciones de redes sociales entre agentes construidos socialmente, protocolos que prescriben quién puede hablar y cuándo y tecnologías,

[156] L. C. Aiello y P. Wheeler, "The expensive-tissue hypothesis: The brain and the digestive in human and primate evolution", *Current Anthropology,* 36, 1995, pp. 199-122; K. N. Laland, F. J. Odling-Smee y M. W. Feldman, "Niche construction, biological evolution, and cultural change", *Behavioral and Brain Sciences",* 23, 2000, pp. 131-175.

[157] K. Sterelney, "Social intelligence and niche construction", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 719-730.

[158] H. Mill y M. Tomasello, "Cooperation and human cognition: The Vygotskian intelligence hypothesis", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 639-649.

[159] M. Girard y D. Stark, "Socio-technologies of assembly: Sense-making and demonstration in rebuilding Lower Manhattan", en D. Lazer y V. Mayer-Schoenberger (eds.), *Governance and information: The rewriting of governing and deliberation in the 21st century,* Oxford University Press, Nueva York, 2007, pp. 145-176.

que incluyen micrófonos y cronómetros.[160] Además, la tecnología cooperativa de obtención de comida muchas veces depende de la coordinación de una serie de habilidades y recursos distribuidos entre los individuos dentro de las poblaciones y a veces entre ellas. La teoría de la mente facilita algunas formas de cooperación en tanto que permite que se compartan intenciones comunicativas.[161] La evolución cultural de conductas normativas y símbolos grupales genera un entorno social que reduce el riesgo de ser engañado en un juego cooperativo y mejora la eficiencia de las respuestas coordinadas dentro de un grupo si surge un problema de cooperación.

La evolución de la cooperación y la conducta altruista

Richerson y Boyd[162] describen cómo la conducta cooperativa pudo evolucionar por medio de la selección a nivel grupal: las conductas cooperativas pueden ser benéficas para el grupo y así la variación en la cooperación entre grupos puede resultar en selección a nivel grupal, mientras que las normas institucionales, los marcadores de conformidad y simbólicos pueden reducir la variación de competencia intragrupal.[163] Esto puede intensificar el efecto relativo de competencia entre grupos y puede resultar en la evolución cultural de rasgos cooperativos o altruistas que son intrínsecamente costosos para el individuo pero mejoran la supervivencia del grupo: su bienestar y expansión.[164] La evolución cultural de los rasgos benéficos para el grupo también pudo coevolucionar a la par de las instituciones sociales como el reparto de comida y la monogamia.[165]

Los beneficios de la conducta cooperativa también pueden ser favorecidos por la selección genética de emociones prosociales, como los principios de justicia, orgullo, culpa y honor, que facilitan una fuerte reciprocidad: la "tendencia a cooperar con otros y a castigar a los que violan las normas de cooperación, lo cual genera un costo personal, incluso cuando no es plausible esperar que esos

[160] M. Girard y D. Stark, *supra,* n. 159, p. 151.

[161] V. Gallese, "Before and below 'theory of mind': Embodied simulation and the neural correlates of social cognition", *Philosophical Transaction of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 659-669; M. Tomasello, M. Carpenter, J. Call *et al.,* "Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition", *Behavioural and Brain Sciences",* 28, 2005, pp. 1-17.

[162] P. J. Richerson y R. Boyd, *supra,* n. 25.

[163] J. Henrich y R. Boyd, *supra,* n. 42; R. McElreath, R. Boyd y P. J. Richerson, "Shared norms and the evolution of ethnic markers", *Current Anthropology,* 44, 2003, pp. 122-129.

[164] J. Henrich, "Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation", *Journal of Economics and Behavioral Organization,* 53, 2004a, pp. 3-35; sin embargo, véase L. Lehmann, M. W. Feldman y K. R. Foster, *supra,* n. 81.

[165] S. Bowles, J. Choi y A. Hopfensitz, "The co-evolution of individual behaviours and social institutions", *Journal of Theoretical Biology,* 223, 2003, pp. 135-147.

costos sean pagados por otros o en un momento posterior".[166] Ha habido mucho trabajo empírico y teórico para establecer evidencia de la fuerte reciprocidad en humanos y mostrar cómo ésta puede evolucionar y resultar en la evolución de la conducta cooperativa.[167]

En cambio, hay poco respaldo para la fuerte reciprocidad en primates no humanos.[168] Hauser[169] informa que los macacos Rhesus *(Macaca mulatta)* castigan a los macacos que no llaman cuando encuentran comida para así obligarlos a llamar cuando encuentran comida, pero aquí los castigadores podrían tener un interés directo de que se cumpla la regla.[170] Sin embargo, la vigilancia policial sí se observa en los primates, como en los macacos cola de cerdo *(Macaca nemestrina),*[171] y la transmisión social de una tradición inusual de pacificar se ha observado en babuinos *(Papio).*[172] Además, la intencionalidad compartida se ha observado en bonobos *(Pan paniscus)* cuando juegan juegos sociales con humanos.[173] Los chimpancés participan en actividades colectivas como caza cooperativa y reparto de comida; sin embargo, los experimentos indican que, como otros primates no humanos, no son motivados por la consideración de los intereses de los demás (sino por intereses propios) y hay poca evidencia de emociones prosociales.[174] Gintis[175] señala que los sociópatas humanos no tienen emociones prosociales que pudieron ser fundamentales para la evolución de la sociedad humana; sin embargo, hay poco consenso en cuanto a cómo estas emociones influyen en la conducta cooperativa. Muchos estados cognitivos que tienen una estrecha re-

[166] H. Gintis, S. Bowles, R. Boyd y E. Fehr, "Explaining altruistic behaviour in humans", en R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett (eds.), *The Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, p. 605.

[167] Por ejemplo, véase S. Bowles y H. Gintis, "Origins of human cooperation", en P. Hammerstein (ed.), *Genetic and cultural revolution of cooperation,* MIT Press, Cambridge, 2003, pp. 429-443; E. Fehr y U. Fischbacher, "The nature of human altruism", *Nature,* 425, 2003, pp. 785-791; L. Lehmann, F. Rousset, D. Roze y L. Kellder, "Strong reciprocity of strong ferocity? A population genetic view of the evolution of altruistic punishment", *American Naturalist,* 170, 2007, pp. 21-36.

[168] S. Perry, "Are nonhuman primates likely to exhibit cultural capacities like those of humans?", en K. N. Laland y B. G. Galef (eds.), *A question of animal culture,* Harvard University Press, Cambridge, 2009, pp. 247-268; J. B. Silk, S. F. Brosnan, J. Vonk *et al.,* "Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members", *Nature,* 437, 2005, pp. 1357-1359; M. Tomasello, *supra,* n. 118.

[169] M. D. Hauser, "Costs of deception: Cheaters are punished in rhesus monkeys", *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA,* 89, 1992, pp. 12137-12139.

[170] S. Perry, *supra,* n. 168.

[171] J. C. Flack, F. B. M. de Waal y D. C. Krakauer, "Social structure robustness and policing cost in a cognitively sophisticated species", *American Naturalist,* 165, 2005, pp. 126-139.

[172] R. M. Sapolsky y L. J. Share, "A pacific culture among wild baboons: Its emergence and transmission", *PLoS Biology,* 2, 2004, p. e106.

[173] S. Pika y K. Zuberbuhler, "Social games between bonobos and humans: Evidence for shared intentionality?", *American Journal of Primatology,* 69, 2007, pp. 1-6.

[174] J. B. Silk, S. F. Brosnan, J. Vonk *et al., supra,* n. 168.

[175] H. Gintis, "A framework for the unification of the behavioural sciences", *Behavioral and Brain Sciences,* 30, 2006, pp. 1-61.

lación con la inteligencia social, como las emociones prosociales y la teoría de la mente, son evidentes en buena parte de la retórica cultural moderna, como en argumentos sobre creencias religiosas y formas de arte, como obras de teatro.[176]

Usando una medida relativa del tamaño del prosencéfalo como indicador de la capacidad cognitiva de intencionalidad, Dunbar[177] predice que las formas complejas de cultura que requieren una intencionalidad de cuatro niveles eran poco probables antes de la evolución anatómica de los humanos modernos. Dunbar sugiere que se necesitan cuatro niveles de intencionalidad para asegurar el convenio coordinado de reglas sociales y el entendimiento de que el castigo sigue al desacato de tales normas. Por ejemplo, "para que una religión basada en lo sobrenatural nos obligue a seguir una serie de normas, yo tengo que *creer* que tu *supones* que hay seres sobrenaturales que *entienden* que tú y yo *deseamos* que las cosas sucedan de cierta forma".[178] Aunque necesitamos cuatro niveles para reflexionar sobre la complicada lógica social, la transmisión cultural de una creencia en seres sobrenaturales y su tendencia a castigar violadores de las normas remueve la necesidad de cognición avanzada cuando se decide si se debe cooperar o engañar: "Yo creo que el ser sobrenatural me castigará si violo la norma social". La información transmitida efectivamente refuerza y contextualiza la reciprocidad y las emociones prosociales. De hecho, es posible que la fuerte reciprocidad haya evolucionado mediante un proceso baldwineano (mencionado anteriormente).

Evolución cultural acumulativa

La evolución cultural acumulativa es tanto un factor causal probable como una consecuencia de la evolución de la inteligencia en el linaje de los homínidos. La eficacia o complejidad de rasgos puede incrementarse mediante procesos de linaje con modificaciones selectivas, como por la imitación seguida de una modificación por medio del aprendizaje individual (por ejemplo, la observación o aprendizaje de ensayo y error), o mediante la imitación selectiva o la filtración adaptativa de información transmitida.[179] La evolución cultural acumulativa también se caracteriza por una aceleración en la acumulación de rasgos culturales.[180]

[176] M. B. Carrithers, "Why anthropologists should study rhetoric", *Journal of the Royal Anthropological Institute,* 11, 2005, pp. 577-583; R. I. M. Dunbar, *supra,* n. 125.

[177] R. I. M. Dunbar, *supra,* n. 125.

[178] *Ibid.,* p. 177.

[179] R. Boyd y P. J. Richerson, *supra,* n. 5; M. Enquist y S. Ghirlanda, *supra,* n. 35; M. Enquist, S. Ghirlanda, A. Jarrick y C. A. Wachtmeister, *supra,* n. 146; S. Ghirlanda y M. Enquist, "Cumulative culture and explosive demographic transitions", *Quality and Quantity,* 41, 2007, pp. 591-600.

[180] M. Enquist, S. Ghirlanda, A. Jarrick y C. A. Wachtmeister, *supra,* n. 146.

Hunt y Gray[181] señalan que se deberían observar tres características de evolución tecnológica acumulativa: *1) diversificación de diseño de herramientas,* donde "el diseño de una nueva herramienta se añade a uno o más diseños relacionados ya existentes" para formar "una secuencia ramificada de evolución de herramientas a partir de un diseño ancestral seminal que contrasta con el desarrollo independiente de diseños similares"; *2) cambio acumulativo en los linajes de herramientas* mediante un proceso "de ajuste", "donde los cambios de diseño se retienen a nivel poblacional hasta que aparecen nuevos y mejores diseños";[182] *3) transmisión precisa del diseño de herramientas por medio del aprendizaje social,* de tal forma que los individuos no necesitan reinventar viejos diseños.

Los procesos simples de aprendizaje social, incluyendo algunos efectos de estímulo y emulación, se han llamado *aprendizaje individual por influencia social* en tanto que se reconoce que la información aprendida no es transmitida de forma directa del demostrador al aprendiz, sino que tiene que ser reinventada por cada aprendiz. Esto impone un gran límite en el potencial de acumulación de información transmitida socialmente a través del linaje, entre generaciones culturales y la modificación (en general, el *efecto ratchet*). En cambio, la imitación se ha propuesto como un prerrequisito para la evolución cultural acumulativa en tanto que la información se puede transmitir de forma directa con gran precisión.[183]

Los tipos más obvios de cultura adaptativa acumulativa en el linaje de los homínidos son: el uso de herramientas y la sintaxis de la lengua. En ambos casos, la evidencia de casos naturales en no humanos es extremadamente escasa. Una excepción es el uso de herramientas de los cuervos de Nueva Caledonia. Hunt y Gray[184] documentan, en 21 sitios, 5 550 tipos de herramientas hechas con la superficie áspera de los pandanus *(Pandanus),* una especie de planta, usadas para facilitar la captura de invertebrados en los árboles. Estos autores encontraron tres diferentes diseños de herramientas hechas con pandanus: delgadas, anchas y escalonadas, que probablemente sufrieron un proceso de cambio acumulativo a partir de un origen histórico común, sobre todo porque los diseños no tenían correlaciones ecológicas y exhibían distribuciones geográficas diferentes, continuas y empalmadas. Taylor y sus colegas[185] muestran que los cuervos de Nueva Caledonia pueden resolver problemas físicos complejos razonando de ma-

[181] G. R. Hunt y H. D. Gray, "Diversification and cumulative culture in New Caledonian crow tool manufacture", *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 2003, pp. 867-874.

[182] M. Tomasello, *supra,* n. 105.

[183] J. Henrich y R. McElreath, *supra,* n. 23; M. Tomasello, A. C. Kruger y H. H. Ratner, "Cultural Learning", *Behavioral and Brain Sciences,* 16, 1993, pp. 495-552.

[184] G. R. Hunt y H. D. Gray, *supra,* n. 181, pp. 867-874.

[185] A. H. Taylor, G. R. Hunt, F. S. Medina y R. D. Gray, "Do New Caledonian crows solve physical problems through casual reasoning?", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 247-254.

nera causal y analógica sobre relaciones causales.[186] En cambio, Marshall-Pescini y Whiten[187] realizaron un experimento que rechazó la evolución cultural acumulativa de una herramienta usada para buscar comida por chimpancés. En cambio, sus resultados mostraron que los chimpancés tienden a usar su solución original para los problemas de recolección de comida y que esto podría ser una limitante para la capacidad de la especie de la acumulación cultural de tecnología. Whiten[188] señala que en el caso de los rasgos técnicos de la evolución cultural acumulativa puede haber diferencias importantes entre humanos y otros hominoideos en el contenido de la información transmitida socialmente. Por ejemplo, los chimpancés "sólo pueden hacer herramientas al 'remover y modificar sus subcomponentes' para crear martillos, yunques, esponjas, mazos, asientos y sondas. En cambio los humanos pueden construir herramientas de las partes complementarias, incluyendo trampas simples para animales hechas por cazadores-recolectores".[189]

La cultura acumulativa en animales puede ocurrir cuando usan formas simples de aprendizaje social para tipos de información aprendida que se han ignorado. Por ejemplo, Van der Post y Hogeweg[190] usan una estimulación individual para mostrar que en un entorno diverso puede haber evolución cultural acumulativa en el caso de la dieta a lo largo de las generaciones como un producto secundario de la vida grupal, donde la influencia social del grupo simplemente afecta el lugar donde los individuos obtienen comida. La calidad de la dieta se incrementa a lo largo de las generaciones, particularmente cuando los individuos ingenuos son muy selectivos de la calidad de la dieta, lo cual impulsa al promedio grupal hacia lo óptimo.

Es probable que la velocidad de la evolución cultural acumulativa humana interactúe con factores demográficos. Ghirlanda y Enquist[191] indican una asociación positiva común entre los dos; por ejemplo: la invención de algunas herramientas nuevas de piedra que acompañan la expansión del *Homo sapiens* fuera de África, así como crecimiento cultural y poblacional exponencial del último milenio. Estos autores desarrollan un modelo matemático para mostrar que si la transmisión de cultura adaptativa es suficientemente precisa, puede haber una

[186] Véase también A. S. Weir y A. Kacelnik, "A New Caledonian crow *(Corvus moneduloides)* creatively re-designs tools by bending of unbending aluminum strips", *Animal Cognition,* 9, 2006, pp. 317-334.

[187] S. Marshall-Pescini y A. Whiten, "Chimpanzees *(Pan troglodytes)* and the question of cumulative culture: An experimental approach", *Animal Cognition,* 11, 2008, pp. 449-456.

[188] A. Whiten, *supra,* n. 107.

[189] *Ibid.,* p. 54.

[190] D. J. van der Post y P. Hogeweg, "Diet traditions and cumulative cultural processes as side-effects of grouping", *Animal Behavior,* 75, 2008, pp. 133-144.

[191] S. Ghirlanda y M. Enquist, *supra,* n. 179.

transición de un estado estable a una explosión democultural como la que se observa en la historia reciente.

Es posible que el tamaño de la población y la cultura acumulativa también tengan una relación positiva si la dispersión hacia nuevos entornos selectivos provoca adaptaciones por medio de la evolución cultural acumulativa, aunque el aislamiento de pequeñas poblaciones fundacionales puede tener el efecto contrario. Además, un incremento de la densidad de la población que resulta de la expansión de la población puede potencialmente retroalimentar la velocidad de la evolución cultural acumulativa al incrementar la velocidad del intercambio de información.[192] La expansión de la población también puede generar la modificación del entorno social, lo cual provoca un cambio en las normas sociales.[193] En ciertas circunstancias, este cambio puede resultar en la evolución cultural de habilidades cooperativas y coordinadas.[194]

La evolución cultural humana no siempre resulta en la expansión de la población en tanto que los mecanismos antes discutidos pueden resultar en la difusión de rasgos culturales que reducen la aptitud en términos darwinianos, incluyendo aquellos rasgos que limitan la fertilidad o implementan una capacidad de carga, como preferencias o leyes que limitan el tamaño de la familia. Además, la evolución cultural humana no siempre se caracteriza por una trayectoria exponencial. Algunos ejemplos sorprendentes incluyen la pérdida de conocimiento científico y matemático al final de la Grecia clásica[195] y la pérdida de habilidades y tecnologías en cazadores-recolectores de Tasmania.[196] En el caso de los cazadores-recolectores, la expansión de la población en el continente resultó en una pequeña población fundacional de recolectores paleolíticos que estuvieron aislados por aproximadamente 12 000 o 10 000 años. Durante este tiempo (a diferencia de los aborígenes del continente), ellos perdieron o nunca desarrollaron tecnologías como la manufactura de herramientas de huesos, ropas de climas fríos, herramientas para pescar y boomerangs. Henrich[197] desarrolló un modelo matemático para mostrar que, con aprendizaje social imperfecto, una reducción del tamaño efectivo de la población (el tamaño del acervo interactuante de aprendices sociales), consistente con la pequeña población fundacional, pudo haber im-

[192] A. Powell, S. Shennan y M. G. Thomas, "Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior", *Science,* 324, 2009, pp. 1298-1301.

[193] P. Mellars, "The impossible coincidence: A single species model for the origins of modern human behavior in Europe", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 12-27.

[194] K. Sterelney, *supra,* n. 157.

[195] L. Russo, *The forgotten revolution,* Springer Verlag, Berlín, 2004.

[196] J. Henrich, "Demography and cultural evolution: How adaptive cultural processes can produce maladaptive losses: The Tasmanian case", *American Antiquities,* 69, 2004b, pp. 197-214.

[197] *Idem.*

pedido el incremento de herramientas complejas y promovido la adopción de tecnologías más simples que son fáciles de adquirir con alta fidelidad.[198]

Conclusión: Un marco teórico de construcción de nichos de herencia multimodal

Queda claro que las interacciones entre la cognición y la cultura son muy complejas. El estado cognitivo puede afectar conductas aprendidas socialmente mediante sesgos de transmisión (contextuales, modales y de contenido) e influir en procesos de aprendizaje social. De manera recíproca, la información transmitida socialmente, las normas y cultura material pueden alterar el estado cognitivo al modificar entornos sociales y ecológicos (construcción de nichos).

Jablonka y Lamb[199] reconocen que, aunque la selección natural actúa en el fenotipo, el mapeo de genotipo-fenotipo necesita explicar el impacto de otras formas de transmisión de información durante el desarrollo. Ellos proponen un sistema evolutivo multimodal de cuatro dimensiones, especificando modos genéticos, epigenéticos, conductuales y simbólicos de transmisión de información. La herencia epigenética incluye, por ejemplo, la herencia por efecto del ARN y el marcaje de cromatina. La herencia conductual y simbólica explica la transmisión social de información. Estos dos últimos modos están separados en el esquema, en parte, porque los sistemas simbólicos son, por naturaleza, referenciales, lo cual provee un gran potencial para el rango de expresión (en conjunto con las características de la lengua que se analizaron antes). Además, la información simbólica (mas no la conductual) puede permanecer latente por generaciones (por ejemplo, mediante la escritura). Aunque hay debates sobre cómo delimitar los tipos de transmisión social, queda claro que el mapa genotipo-fenotipo de la cognición del aprendizaje puede tener una fuerte influencia de modos no genéticos de herencia. Un caso obvio es el efecto de tradiciones relacionadas con la educación en la capacidad de aprender. Además, puede haber interacciones entre los varios modos de transmisión; por ejemplo, cuando las prácticas tradicionales de cuidado paterno y materno tienen efectos epigenéticos transgeneracionales en el desarrollo cognitivo.[200]

La perspectiva de la construcción de nichos es importante no sólo porque

[198] Véase también A. Powell, S. Shennan y M. G. Thomas, *supra,* n. 192, para un análisis espacial basado en J. Henrich, *supra,* n. 196, que examina los efectos demográficos en la velocidad de la evolución cultural acumulativa y la modernidad conductual.

[199] E. Jablonka y M. J. Lamb, 2006a, *supra,* n. 106; E. Jablonka y M. J. Lamb, 2006b, *supra,* n. 106.

[200] D. F. Bjorklund, "Mother knows best: Epigenetic inheritance, maternal effects ant the evolution of human intelligence", *Developmental Review,* 26, 2006, pp. 213-242.

naturalmente incorpora las interacciones entre estos distintos modos de herencia (por ejemplo, la tradición de la producción láctea, un modo de transmisión social, provee un entorno selectivo que afecta la evolución de la persistencia de lactasa, un modelo de transmisión genética; véase recuadro x.1) pero también porque incorpora la herencia ecológica de aspectos de nuestros entornos sociales y "naturales" que usualmente no se transmiten de forma directa entre individuos, como la estructura social de una institución[201] o la infraestructura física de un asentamiento humano. Este tipo de información heredada ecológicamente y recurso físico puede tener importantes efectos en el desarrollo del estado cognitivo, por ejemplo, al afectar la difusión de tradiciones relacionadas con la educación.[202]

En el futuro la investigación sobre las interacciones entre cognición y cultura entrará en una etapa muy emocionante. Los avances tecnológicos en la genética y la neurobiología se generan a la par de teorías nuevas y técnicas experimentales en la conducta y la cognición, que se pueden combinar para entender mejor las interacciones complejas entre la cognición y la cultura. Estos hallazgos encajarán de manera natural dentro de un marco teórico de construcción de nichos, que explican la herencia multimodal en diversos niveles de análisis.

[201] M. J. Brown y M. W. Feldman, "Sociocultural epistasis and cultural exaptation in foot-binding, marriage form, and religious practices in early 20th-century Taiwan", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 106, 2009, pp. 22139-22144.

[202] E. Berenstein, J. R. Kendal y M. W. Feldman, *supra,* n. 90.

XI. EL FUTURO DE LA PSICOLOGÍA EVOLUCIONISTA

Kevin N. Laland y Gillian R. Brown

Antes de contemplar el futuro de la psicología evolucionista, es necesario evaluar el pasado y el presente. Es necesario evaluar las fortalezas y debilidades de la psicología evolucionista contemporánea para entender cómo el campo está cambiando, cómo se está estancando y los problemas que pueden mejorar o detener su desarrollo. Dado que hay una larga historia de controversias asociadas con la aplicación de la teoría evolutiva a la conducta humana, es esencial que cualquier evaluación de la disciplina sea honesta. Aunque abiertamente estamos comprometidos con el uso de las ideas evolutivas y los métodos dentro de las ciencias conductuales, creemos que el campo debe ser autocrítico si desea prosperar. No es posible realizar una evaluación exhaustiva en un solo capítulo, por lo que recomendamos buscar un análisis más completo en *Sense and nonsense: Evolutionary perspectives on human behaviour*.[1]

En las secciones que siguen, primero preguntamos: "¿Cuál es el estado actual de la psicología evolucionista?" Y "¿cómo llegamos a este lugar?" Posteriormente, analizamos dos áreas controversiales dentro del campo: *1)* nos preguntamos si el concepto de *ambiente de adaptación evolutiva* (eea, del inglés *environment of evolutionary adaptedness*) es útil, y *2)* nos preguntamos si el campo de la psicología evolucionista contemporánea explica de manera satisfactoria las variaciones en la conducta humana. Después, reflexionamos en torno a la acusación de que la psicología evolucionista es poco más que un cuento adaptativo y señalamos medios alternativos por los cuales los psicólogos evolucionistas podrían evaluar sus hipótesis, usando innovaciones de campos científicos afines. Finalmente, ofrecemos nuestra visión del futuro de la psicología evolucionista: un futuro rico, interdisciplinario y pluralista en el que el campo usará un amplio rango de métodos teóricos y empíricos de manera disciplinada y rigurosa.

[1] Véase K. N. Laland y G. R. Brown, *Sense and nonsense: Evolutionary perspectives on human behaviour*, Oxford University Press, Oxford, 2002.

Una perspectiva histórica breve

Empezamos con un breve resumen de cómo la psicología y disciplinas afines han interpretado y utilizado la teoría de la evolución en los últimos 100 años.[2] Nosotros consideramos que la perspectiva histórica es clave para entender el estado actual del campo y la postura teórica de sus líderes.

Al mirar al siglo pasado podemos observar que en los primeros años del siglo xx, la psicología, en particular en los Estados Unidos, estaba dominada por una escuela de pensamiento conocida como *conductismo.* Lo normal era que los conductistas rechazaran la teoría de la evolución, en particular la idea de los instintos, en tanto que pensaban que ésta no contribuía a la comprensión de la conducta y afirmaban que el aprendizaje y el condicionamiento pueden invalidar cualquier conducta natural o "innata". Un aspecto clave del conductismo era, por tanto, la suposición de que el cerebro se puede describir como una *tabula rasa,* cuyo único proceso central es la habilidad de aprender.

El conductismo comenzó a declinar en la mitad del siglo xx, en parte como resultado de los eventos relacionados con la segunda Guerra Mundial, como la popularización de las computadoras y lo cibernético. Durante la guerra, la investigación sobre percepción, atención y detección de señales se tornó relevante y los investigadores empezaron a teorizar sobre diferentes formas de procesamiento cognitivo. Por ejemplo, el argumento propuesto por el lingüista Noam Chomsky,[3] de que todos los seres humanos tienen un "órgano del lenguaje" en el cerebro que permite que los seres humanos adquieran una lengua, ayudó a popularizar la idea de que un sistema de aprendizaje único de uso general no podía explicar todos los tipos de aprendizaje. Esa perspectiva se solidificó cuando las investigaciones con animales revelaron límites en el aprendizaje. Por ejemplo, Garcia y Koelling[4] mostraron que, en las ratas, aprender una asociación entre un sabor y la náusea es más fácil que aprender una asociación entre un sabor y un choque eléctrico. Por tanto, durante la década de 1960, regresó a la psicología la idea de que el cerebro no está en blanco al nacer, sino que la historia de la selección natural ha moldeado la forma en que el cerebro funciona. El derrocamiento del conductismo en la psicología se ha llamado la *revolución cognitiva.*

Alrededor de la misma época, un grupo de investigadores conocidos como

[2] Para un recuento más detallado, véase R. Boakes, *From Darwin to behaviorism: Psychology and the minds of animals,* Cambridge University Press, Cambridge, 1984; K. N. Laland y G. Brown, *supra,* n. 1; H. Plotkin, *Evolutionary thought in psychology: A brief history,* Blackwell, Londres, 2004.

[3] N. Chomsky, *Aspects of theory of syntax,* MIT Press, Cambridge, 1965.

[4] J. Garcia y R. A. Koelling, "Prolonged relation of cue to consequence in avoidance learning", *Psychonomic Science,* 4, 1966, pp. 123-124.

los *etologistas* describían patrones estereotipados particulares de un tipo de conductas en animales y así se revivían las ideas de conductas "innatas" o "instintivas". En respuesta a los etologistas, los *psicólogos comparativos,* como Theodore Schneirla y Daniel Lehrman, afirmaban que los aspectos "innatos" y "adquiridos" de la conducta no se podían diferenciar con facilidad en tanto que el desarrollo conductual siempre es una interacción compleja entre la información genética, el organismo y el entorno. Sin embargo, etologistas prominentes como Niko Tinbergen y Konrad Lorenz, que fueron ampliamente reconocidos después de ganar premios Nobel, ayudaron a popularizar el nativismo psicológico. Este punto de vista se fortaleció aún más en las décadas de los setenta y ochenta, con el auge de la sociobiología y la ecología conductual, lo anterior con la publicación de *Sociobiology: The new synthesis,* de E. O. Wilson.[5] En este libro, Wilson describió cómo la investigación innovadora centrada en genes de William Hamilton y Robert Trivers podía revolucionar nuestra comprensión de la conducta animal y (controvertidamente) la humana. Richard Dawkins popularizó este punto de vista un año después con la publicación de *The selfish gene*.[6] E. O. Wilson afirmó que la perspectiva del gen egoísta se podía usar para entender la sexualidad humana, la crianza, la ética y la moral, y recibió una gran cantidad de críticas de científicos sociales por su postura (muchas veces ingenua). Aunque los autores de la sociobiología humana pensaban que el aprendizaje y la cultura aún tenían un papel en la explicación de la conducta humana,[7] el énfasis del campo fue, en gran medida, la idea de una *naturaleza humana* evolucionada.

La sociobiología humana de Wilson también recibió fuertes críticas de sus colegas de Harvard, los biólogos Richard Lewontin y Steven Jay Gould. Las controversias que rodearon la aplicación de la teoría evolutiva a los humanos no eran nuevas en Harvard: Louis Agassiz, un importante profesor de zoología en Harvard que ejerció en las décadas de 1840 a 1870, fue uno de los primeros defensores de la *poligenia,* la idea de que diferentes razas humanas se deberían considerar especies distintas.[8] Aunque esa teoría ya se ha rechazado por completo, la idea de evaluar diferencialmente a las personas de distintas razas de acuerdo con su valor y capacidad no desaparecería. En 1969, Arthur Jensen publicó un infame trabajo en Harvard en el que afirmaba la existencia de diferencias heredadas e irreversibles entre blancos y negros en los Estados Unidos. El debate de inteligencia y raza fue en sí la última de una larga lista de controversias que generó el uso de ideas evolutivas para estudiar la conducta humana. Fue en este

[5] E. O. Wilson, *Sociobiology: The new synthesis,* Harvard University Press, Cambridge, 1975.

[6] R. Dawkins, *The selfish gene,* Oxford University Press, Oxford, 1976.

[7] Véase, por ejemplo, C. J. Lumsden y E. O. Wilson, *Genes, mind and culture,* Harvard University Press, Cambridge, 1981.

[8] S. J. Gould, *The mismeasure of man,* Penguin, Harmondsworth, 1981.

entorno académico en el que Wilson publicó *Sociobiology*. Sus colegas en el Departamento de Antropología de Harvard, incluyendo a Irvin DeVore y Robert Trivers, quienes ya enseñaban perspectivas evolucionistas en la conducta humana, estaban algo consternados por la aparente ingenuidad de Wilson en cuanto al recibimiento de su libro.[9] La tormenta de críticas que se generó sobre la sociobiología humana ilustra la forma como la evaluación de teorías científicas en este campo ha generado polémica.

Tiempo después, en la década de 1980, una estudiante de posgrado de psicología en Harvard, Leda Cosmides, empezó a explorar experimentalmente si la selección natural había dado forma al modo en que razonan los seres humanos.[10] Usando un procedimiento experimental establecido en la psicología, la tarea de selección de Wason, Cosmides afirmó que la historia de selección pasada había provocado que los humanos fueran particularmente hábiles para detectar defraudadores en situaciones de intercambio social y no tan buenos al desempeñar la misma tarea en otros contextos.[11] Después de empezar a trabajar con John Tooby, un antropólogo de Harvard que había estado trabajando con DeVore, Cosmides y Tooby, Cosmides formó el primer Centro de Investigación de Psicología Evolucionista en la Universidad de California, Santa Bárbara. Las investigaciones de Cosmides y Tooby han tenido un profundo impacto en la dirección actual de la investigación en la psicología evolucionista.

Aunque la revolución cognitiva había destituido el conductismo y su noción de que la mente funciona como una *tabula rasa* y aunque el trabajo de Chomsky, Garcia y otros ya se habían preguntado cómo la selección pudo haber producido predisposiciones que influyeran en las conductas humanas, la aplicación de la teoría evolutiva en la psicología realmente despegó con el trabajo de Cosmides y Tooby. Estos investigadores no sólo realizaron prácticas experimentales ejemplares, sino que también produjeron un marco teórico para el campo.[12] Otros psicólogos evolucionistas prominentes, como Steven Pinker, Dabid Buss, Martin Daly y Margo Wilson, se identificaron con este marco teórico explicativo y así nació el campo de la psicología evolucionista. No nos sorprende que, debido a las críticas que recibió E. O. Wilson, algunos defensores del campo de la psicolo-

[9] U. Segerstråle, *Defenders of the truth: The battle for science in the sociobiology debate and beyond,* Oxford University Press, Oxford, 2000.

[10] Véase capítulo 1.

[11] L. Cosmides, "The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task", *Cognition,* 31, 1989, pp. 187-276.

[12] L. Cosmides y J. Tooby, "From evolution to behaviour: Evolutionary psychology as the missing link", en J. Dupré (ed.), *The latest on the best: Essays on evolution and optimality,* MIT Press, Cambridge, 1987, pp. 277-306; L. Cosmides y J. Tooby, "Cognitive adaptations for social exchange", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture,* Oxford University Press, Oxford, 1992, pp. 163-228.

gía evolucionista afirmaran que el campo no tiene una relación directa con la versión de Wilson de sociobiología humana que lo precedió.[13]

En este capítulo nos enfocamos en el estilo de psicología evolucionista que se ha desarrollado a partir de los trabajos seminales de Cosmides y Tooby y otros investigadores afines y usamos mayúsculas para distinguir esta versión particular de la psicología evolucionista de aplicaciones más generales de la teoría evolutiva en cuestiones psicológicas. En la sección final, nos preguntamos en qué medida los trabajos de los psicólogos evolucionistas prominentes representan el campo de la psicología evolucionista más general. Los conceptos teóricos centrales de la psicología evolucionista son: *1)* un enfoque en *mecanismos psicológicos evolucionados* universales que se entienden como adaptaciones que causan la cognición y la conducta humana; *2)* el concepto de *ambiente de adaptación evolutiva*, EEA (del inglés *environment of evolutionary adaptedness*) como un medio para imaginar los problemas adaptativos que encararon nuestros ancestros, y *3)* un énfasis en la división del cerebro en módulos que contienen información de un dominio específico.[14] La psicología evolucionista ha producido un gran número de seguidores en el mundo y sus investigadores, publicaciones y encuentros académicos crecen en número e impacto, además de que está respaldada por numerosas sociedades científicas; también es un foco de interés público y científico. No cabe duda de que el campo se ha desarrollado radicalmente en los últimos 20 años y ha madurado para convertirse en un campo de investigación dinámico. Nosotros damos la bienvenida a estos avances y creemos que se los debemos agradecer a los pioneros de la psicología evolucionista.

Sin embargo, la psicología evolucionista ha recibido muchas críticas. En las siguientes secciones ofrecemos una evaluación de las posturas opuestas: la de los psicólogos evolucionistas y la de críticos. Así, analizamos los conceptos de EEA y de rasgos humanos universales. Además de estos temas, hay psicólogos que han criticado la falta de estudio dentro de la psicología evolucionista del desarrollo del cerebro,[15] el énfasis excesivo en módulos que contienen información de un dominio específico y el desdén por el estudio de la idea del procesamiento general de información;[16] también se ha criticado la visión estrecha, característica de

[13] D. M. Buss, "Evolutionary psychology: A new paradigm for psychological science", *Psychological Inquiry,* 6, 1995, pp. 1-30; L. Cosmides y J. Tooby, 1987, *supra,* n. 12; S. Pinker, *How the mind works,* Penguin, Londres, 1997.

[14] Véase K. N. Laland y G. Brown, *supra,* n. 1.

[15] A. Karmiloff-Smith, "Why babies' brains are not Swiss army knives", en H. Rose y S. Rove (eds.), *Alas, poor Darwin,* Jonathan Cape, Londres, 2000, pp. 144-156; R. Lickliter y H. Honeycutt, "Developmental dynamics: Toward a biologically plausible evolutionary psychology", *Psychological Bulletin,* 129, 2003, pp. 819-835.

[16] D. Chiappe y K. MacDonald, "The evolution of domain-general mechanisms in intelligence and learning", *Journal of General Psychology,* 132, 2005, pp. 5-40.

la psicología evolucionista, de cómo la evolución se puede aplicar en el campo de la psicología.[17] Otros han afirmado que la psicología evolucionista no ha sido efectiva en el rastreo de avances en la biología evolutiva y, consecuentemente, se ha basado de manera excesiva en versiones simplistas o incluso obsoletas de la teoría evolutiva.[18] Por ejemplo, la psicología evolucionista parece retener una noción gradual del cambio evolutivo, a pesar de hallazgos genéticos moleculares y poblacionales que respaldan lo contrario;[19] la psicología evolucionista parece también rechazar la hipótesis de selección grupal, a pesar del hecho de que los biólogos evolucionistas usualmente respaldan la selección multinivel.[20]

En las secciones siguientes nos enfocamos en tres preguntas en particular. La primera: ¿cómo contribuye realmente el concepto de EEA a nuestra comprensión de los seres humanos? Segundo: si no dependiera del EEA y del supuesto de la universalidad, ¿cómo puede la psicología evolucionista generar hipótesis susceptibles de ser comprobadas o refutadas? Y tercero: ¿cómo podemos, de hecho, poner estas hipótesis a prueba? Nosotros afirmamos que las respuestas a estas preguntas son de vital importancia para el futuro de la psicología evolucionista. También pensamos que algunas controversias históricas que rodean la aplicación de la teoría evolutiva a los seres humanos se necesitan revalorizar y confrontar para poder progresar. Desarrollaremos estos puntos más adelante.

¿El EEA es un concepto útil?

Inicialmente, el psiquiatra John Bowlby,[21] con influencia del etologista Robert Hinde, desarrolló el concepto de ambiente de adaptación evolutiva. Bowlby reconoció que muchas características humanas no tienen un valor evolutivo obvio en entornos contemporáneos, pero pudieron ser valiosos en el momento y en el ambiente en que evolucionaron. Él llamó a este ambiente selectivo pasado *am-*

[17] C. Heyes, "Evolutionary psychology in the round", en C. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition,* MIT Press, Cambridge, 2000, pp. 3-22.

[18] G. R. Brown, K. N. Laland y M. Borgerhoff-Mulder, "Bateman's principles and human sex roles", *Trend in Ecology and Evolution,* 24, 2009, pp. 297-304; K. N. Laland y G. Brown, *supra,* n. 1; E. A. Lloyd y M. W. Feldman, "Evolutionary psychology: A view from the evolutionary biology", *Psychological Enquiry,* 13, 2002, pp. 150-156.

[19] J. A. Endler, *Natural selection in the wild,* Princeton University Press, Princeton, 1986; J. G. Kingsolver, H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra *et al.*, "The strength of phenotypic selection in natural populations", *American Naturalist,* 157, 2001, pp. 245-261; E. T. Wang, G. Kodoma, P. Baldi y R. K. Moyzis, "Global landscape of recent inferred Darwinian selection for *Homo sapiens*", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 103, 2006, pp. 135-140.

[20] M. R. Rose y G. V. Lauder, *Adaptation,* Academic Press, San Diego, 1996; E. Sober y D. S. Wilson, *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior,* Harvard University Press, Cambridge, 1998.

[21] J. Bowlby, *Attachment and loss, volume 1: Attachment,* Hogarth Press, Londres, 1969.

biente de adaptación evolutiva (EEA, por sus siglas en inglés). Este concepto después se hizo prominente por medio de los trabajos de Cosmides y Tooby. En una de las citas más famosas del campo, Cosmides y Tooby escribieron lo siguiente:

> El reconocimiento de que las especializaciones adaptativas se crearon como respuesta a las características de entornos ancestrales es de particular importancia en el estudio de la conducta humana. Nuestra especie pasó más de 99% de su historia evolutiva como cazadores-recolectores en entornos del Pleistoceno. Los mecanismos psicológicos humanos se adaptaron a esos entornos y no al mundo industrializado del siglo XX. Los rápidos cambios tecnológicos y culturales de los últimos miles de años han creado muchas situaciones [...] que habrían sido raras (o no habrían existido) en condiciones propias del Pleistoceno. Los teóricos evolucionistas no se deberían sorprender cuando los estímulos de ambientes que, en términos de la historia evolutiva no tienen precedentes, producen conductas maladaptativas.[22]

Cosmides y Tooby concluyeron que si los investigadores pudieran establecer la naturaleza del entorno selectivo en el que vivieron nuestros ancestros, también podrían inferir el tipo de mecanismos psicológicos que fueron necesarios para lidiar con tales condiciones y así predecir las capacidades psicológicas humanas contemporáneas. Los primeros psicólogos evolucionistas afirmaron que la mente humana se puede entender si se asume que se formó a lo largo de los últimos dos millones de años, en un mundo de caza y recolección en la sabana africana. Aunque el concepto inicial de EEA[23] fue complejo y meditado, el EEA permea hoy la psicología evolucionista; pero supone de manera errónea que todos los entornos del Pleistoceno eran como la sabana africana. A continuación, resumimos algunas críticas que ha recibido el concepto de EEA y posteriormente sostenemos la idea de que los humanos tienen un "retraso adaptativo"[24] particularmente grande es errónea.

Un problema inmediato del EEA es que se sabe poco sobre el estilo de vida de nuestros ancestros a lo largo del Pleistoceno, por lo que hay pocos hechos que pueden acotar las hipótesis.[25] Foley[26] señala que nuestros ancestros no tuvieron

[22] L. Cosmides y J. Tooby, 1987, *supra,* n. 12, p. 280.

[23] M. Daly y M. I. Wilson, "Human evolutionary psychology and animal behaviour", *Animal Behaviour,* 1999, pp. 509-519; J. Tooby y L. Cosmides, "The past explains the present: Emotional adaptations and the structure of ancestral environments", *Ethology and Sociobiology,* 11, 1990, pp. 375-424.

[24] Un desfase entre las adaptaciones que se formaron en el pasado (que pueden, por lo tanto, resultar maladaptativas) y el entorno actual.

[25] R. Foley, "The adaptive legacy of human evolution: A search for the environment of evolutionary adaptedness", *Evolutionary Anthropology,* 4, 1996, pp. 194-203; R. C. Richardson, *Evolutionary psychology as maladapted psychology,* MIT Press, Cambridge, 2007.

[26] R. Foley, *supra,* n. 25.

simplemente un solo estilo de vida en una región geográfica única: los estilos de vida cambiaron a lo largo del tiempo. La gente de la Edad de Piedra se compone de varias especies de homínidos que no sólo vivieron en la sabana africana sino también en desiertos, cerca de ríos y océanos, en bosques y en el Ártico: experimentaron condiciones ambientales muy variadas, emplearon métodos muy distintos para obtener recursos y comieron dietas muy diversas.[27] Tooby y Cosmides[28] defendieron el concepto del EEA; arguyeron que se sabe lo suficiente sobre las vidas de nuestros ancestros, pero los problemas esenciales son los mismos: no hay un modelo homínido simple para reconstruir las presiones de selección humanas y para la mayoría de características humanas, el conocimiento actual sobre el estilo de vida de nuestros ancestros es demasiado vago y no podemos identificar cuáles fueron los problemas adaptativos con precisión.

Además, todo humano descendiente de ancestros ha estado sujeto (de forma colectiva) a la selección natural por 3500 millones de años, desde el principio de la vida en la Tierra. La aparición de nuestra especie o la duración del Pleistoceno no son especialmente significativas cuando se trata de reconstruir los entornos selectivos. Algunos atributos psicológicos de humanos contemporáneos son tan antiguos que son anteriores a la aparición del *Homo sapiens* en África oriental.[29] Esto se suma al reto que encaran los psicólogos evolucionistas si tienen que mirar al pasado para obtener hipótesis del futuro. ¿Qué tan lejos deben mirar? No cabe duda de que el estilo de vida del *Homo erectus,* hace 1700 millones de años (en el principio del Pleistoceno), era muy diferente del *Homo sapiens* hace 50000 años (hacia el final del Pleistoceno).

Tampoco la descripción de nuestros ancestros como "cazadores-recolectores" es un recuento lo suficientemente detallado de su historia de vida como para limitar las presiones de selección putativas. Hay innumerables animales que son cazadores-recolectores, en el sentido de que cazan presas vivas y también recolectan otros alimentos. Claro, no exhiben la caza y recolección cooperativa, coordinada socialmente, organizada y lingüísticamente guiada de los cazadores-recolectores humanos modernos, pero no se sabe a ciencia cierta si nuestros ancestros durante el Pleistoceno también cazaron y recolectaron de esta forma compleja.[30] Una de las grandes preguntas dentro de los círculos paleoantropológicos y arqueológicos es ¿la especie temprana del *Homo,* o incluso del

[27] R. Boyd y J. B. Silk, *How humans evolved,* 5ª ed., Norton, Nueva York, 2009; R. Foley, *supra,* n. 25; R. G. Klein, *The human career: Human biological and cultural origins,* 2ª ed., University of Chicago Press, Chicago, 1999.

[28] J. Tooby y L. Cosmides, "Conceptual foundations of evolutionary psychology", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Hoboken, 2005, pp. 5-67.

[29] R. Boyd y J. B. Silk, *supra,* n. 27; K. N. Laland y G. R. Brown, *supra,* n. 1.

[30] R. Foley, *supra,* n. 25; R. G. Klein, *supra,* n. 27.

Homo sapiens, de hace más de 40000 años, tuvo habilidades lingüísticas elaboradas, una gran capacidad de caza, compartió comida y tuvo bases sociales?[31]

Recientemente, nuevos análisis genéticos moleculares del genoma humano (que revelan que muchos genes estuvieron sujetos a barridos selectivos recientes en los últimos 50000 años) ponen en duda la veracidad del concepto de EEA.[32] Se estima que entre 100 y 2000 genes humanos estuvieron sujetos a la rápida evolución reciente; Williamson y sus colegas[33] concluyen que casi 10% del genoma fue afectado por un barrido selectivo reciente. Muchos barridos selectivos son muy recientes —Voight y sus colegas[34] calculan que la edad promedio de estos barridos es de entre 6000 y 11000 años—, lo cual lleva a los genetistas a pensar que los eventos en el Holoceno, en particular la adopción de la agricultura, la domesticación de animales y los incrementos en las densidades humanas que estas prácticas permitieron fueron una poderosa fuente de selección en nuestra especie.[35] Cabe señalar que estos eventos selectivos frecuentemente suceden de manera específica en cada población y no son universales, un punto al que regresaremos más adelante.[36]

Los genes expresados en el sistema nervioso humano y el cerebro representan una buena parte de esta selección reciente.[37] El argumento de los psicólogos evolucionistas más importantes, de que las mentes son complejos genéticos coadaptados que no pueden responder rápidamente a la selección, es insostenible al tomar en cuenta que los genes del cerebro y sistema nervioso han estado suje-

[31] R. Boyd y J. B. Silk, *supra,* n. 27; R. G. Klein, *supra,* n. 27.

[32] Por ejemplo, véanse K. N. Laland, F. J. Odling-Smee y S. Myles, "How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together", *Nature Reviews Genetics,* 11, 2010, pp. 137-148; R. Nielsen, I. Hellmann, M. Hubisz *et al.,* "Recent and ongoing selection in the human genome", *Nature Review of Genetics,* 8, 2007, pp. 857-868; P. C. Sabeti, S. F. Schaffner, B. Fry *et al.,* "Positive natural selection in the human lineage", *Science,* 16, 2006, pp. 1614-1620; P. C. Sabeti, P. Varilly, B. Fry *et al.,* "Genome-side detection and characterization of positive selection in human populations", *Nature,* 499, 2007, pp. 913-918; B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, "A map of recent positive selection in the human genome", *PLoS Biology,* 4, 2006, p. e72; E. T. Wang, G. Kodoma, P. Baldi y R. K. Moyzis, *supra,* n. 19; S. H. Williamson, M. J. Hubisz, A. G. Clark *et al.,* "Localizing recent adaptive evolution in the human genome", *PLoS Genetics,* 3, 2007, p. e90.

[33] S. H. Williamson, M. J. Hubisz, A. G. Clark *et al., supra,* n. 32.

[34] B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, *supra,* n. 32.

[35] J. Hawks, E. T. Wang, G. M. Cochran *et al.,* "Recent acceleration of human adaptive evolution", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 20753-20758; A. Varki, D. H. Geschwind y E. E. Eichler, "Explaining human uniqueness: Genome interactions with environment, behaviour, and culture", *Nature Review of Genetics,* 9, 2008, pp. 749-763; B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, *supra,* n. 32; E. T. Wang, G. Kodoma, P. Baldi y R. K. Moyzis, *supra,* n. 19.

[36] B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, *supra,* n. 32; E. T. Wang, G. Kodoma, P. Baldi y R. K. Moyzis, *supra,* n. 19.

[37] K. N. Laland, F. J. Odling-Smee y S. Myles, *supra,* n. 32; B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, *supra,* n. 32; E. T. Wang, G. Kodoma, P. Baldi y R. K. Moyzis, *supra,* n. 19.

tos a barridos selectivos recientes.[38] Los genetistas moleculares han identificado numerosos genes que se expresan en el cerebro en el genoma humano (o, de hecho, que ya no existen en el genoma humano) que han estado sujetos a selección reciente; han calculado cuándo sucedieron estos cambios y los han mapeado en las redes de expresión de genes usando herramientas moleculares como el análisis de coexpresión.[39] La idea de selección gradual de los genes, destacada por los psicólogos evolucionistas, se debe ya rechazar. Nuestro linaje claramente ha experimentado una gran aceleración en la evolución adaptativa durante los últimos milenios.[40]

Tooby y Cosmides respondieron a algunas de las primeras críticas al argumentar que el concepto de EEA no era particularmente un lugar o momento, sino "un compuesto estadístico de propiedades relevantes para la adaptación de los entornos ancestrales en los que vivieron miembros de poblaciones ancestrales, medidas por su frecuencia y sus consecuencias para la aptitud".[41]

Esta conceptualización tiene la ventaja de ser compatible con entornos ancestrales que variaron en espacio y tiempo, pero tiene la desventaja de que al parecer no se puede implementar. Excepto en circunstancias extrañas, los investigadores tendrían dificultades para tomar en cuenta un "compuesto estadístico" de todos los entornos relevantes en los que vivieron nuestros ancestros en sus investigaciones y también para calcular su importancia.

Otro problema del concepto de EEA es que, en el mejor de los casos, sólo puede ser veraz en parte.[42] Los seres humanos no pueden estar adaptados exclusivamente a un mundo pasado y no estar adaptados a la vida moderna; de otro modo, no podríamos sobrevivir (para ser justos, muchos o tal vez la mayoría de los psicólogos evolucionistas reconocerían esto). En el Holoceno, la edad posterior al Pleistoceno, vemos el rápido crecimiento de las poblaciones humanas y la colonización humana de la Tierra. El crecimiento poblacional corresponde con una alta aptitud absoluta, que implica que una fracción significativa de las características humanas siguen siendo adaptativas incluso en entornos modernos. Los entornos modernos, aparentemente muy diferentes de los entornos de nuestros ancestros del Pleistoceno, tienen las mismas características verdaderamente fundamentales que los entornos pasados; eso, o se han hecho más benignos que los entornos del pasado.

[38] D. M. Buss, *Evolutionary psychology: The new science of the mind,* 3ª ed., Allyn and Bacon, Londres, 2008; L. Cosmides y J. Tooby, *supra,* 1987, n. 12; J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 23; J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 28.

[39] A. Varki, D. H. Geschwind y E. E. Eichler, *supra,* n. 35.

[40] J. Hawks, E. T. Wang, G. M. Cochran *et al., supra,* n. 35.

[41] J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 23, pp. 386-387.

[42] K. N. Laland y G. Brown, *supra,* n. 1; K. N. Laland y G. R. Brown, "Niche construction, human behaviour and the adaptive lag hypothesis", *Evolutionary Anthropology,* 15, 2006, pp. 95-104.

Los psicólogos evolucionistas más importantes aparentemente creen que el retraso adaptativo de los humanos es atípicamente grande porque la tecnología humana e invocación han cambiado los entornos humanos de manera extensa y veloz. Sin embargo, esta perspectiva es engañosa en tanto que retrata a los humanos como víctimas pasivas de la selección y no como potentes constructores de sus nichos.[43] En realidad, hay razones de peso para afirmar que el retraso adaptativo asociado con nuestra especie es mucho menor de lo que las apariencias insinúan.[44] Primero, los humanos, como otros animales, modifican en gran medida el mundo para que éste se ajuste a sus adaptaciones, así generan correspondencias escondidas entre los entornos ancestrales y los contemporáneos. Segundo, los humanos frecuentemente responden a retos novedosos construyendo nichos culturales, que restituyen la correspondencia adaptativa entre nuestros genotipos y el mundo moderno. Por ejemplo, pudimos sobrevivir fuera de los trópicos porque manufacturamos ropa y refugios controlados con fuego y demás tecnologías. Tercero, cuando los humanos no pudieron amortiguar un retraso adaptativo por medio de construcción de nichos culturales, la selección natural actuó en los genes y, como hemos visto, la selección en genes humanos no toma millones de años, sino que se puede medir en miles de años.

Estos argumentos describen eventos que no son instantáneos o infalibles, de tal forma que los humanos sí tenemos *cierto* retraso adaptativo. Nuestro gusto por la sal, la grasa y el azúcar constituye un ejemplo.[45] Es posible que estos productos hayan sido extraños y valiosos para nuestros ancestros; los métodos de producción alimenticia modernos han resuelto el problema de escasez de comida para muchos, pero nos siguen gustando estas comidas, ahora abundantes, a tal punto que consumimos cantidades excesivas e incluso a veces nos producen enfermedades. Empero, estos ejemplos son más bien excepciones. A pesar de los cambios masivos que los humanos han hecho en sus entornos, sospechamos que los humanos mantienen una correspondencia adaptativa enorme entre ellos y sus entornos.

El concepto de EEA nos permite formular hipótesis *a posteriori;* de hecho, así es como usualmente se utiliza. Para regresar al ejemplo anterior, como sabemos que los humanos contemporáneos padecen varias enfermedades por el exceso de sal o azúcar, los investigadores pueden formular una hipótesis lógica de que los azúcares y sales no eran tan abundantes en el pasado como en el presente, sin necesidad de conocer con exactitud las condiciones en las que evolucionaron

[43] F. J. Odling-Smee, K. N. Laland y M. W. Feldman, "Niche construction: The neglected process in evolution", *Monographs in Population Biology,* 37, Princeton University Press, Princeton, 2003.

[44] K. N. Laland y G. Brown, *supra,* n. 42.

[45] R. Nesse y G. C. Williams, *Why we get sick: The new science of Darwinian medicine,* Vintage Books, Nueva York, 1996.

nuestros ancestros, lo cual lleva a la hipótesis de que algunas enfermedades ocurren hoy como consecuencia de la escasez de alimentos relevantes en el pasado, lo que significaría que nunca desarrollamos un mecanismo para limitar el exceso de consumo.[46] Pero, claro, este razonamiento, incluso formulado *a posteriori,* es una hipótesis, no una explicación establecida.[47]

En conclusión, pocas veces se pueden describir los ambientes selectivos ancestrales con suficiente precisión; por esta razón, el concepto de EEA no sirve para generar predicciones confiables a priori de la cognición humana. Del modo como Cosmides y Tooby lo concibieron originalmente,[48] el EEA puede ser una fuente de ideas que se pueden formular en hipótesis susceptibles de ser evaluadas, pero no son necesariamente más confiables que las surgidas de otras fuentes. Esto no significa que el concepto de EEA no tenga virtudes. No se debería subestimar el valor de un marco teórico que tiene la capacidad de generar hipótesis realistas y que se puedan probar empíricamente en el dominio de las ciencias humanas. Cualquier herramienta que genera hipótesis tiene cierto valor, siempre y cuando haya medios para poner a prueba las ideas que genera. A continuación, analizamos el tema de cómo podrían los psicólogos evolucionistas evaluar sus hipótesis.

La universalidad de los mecanismos psicológicos y el reto de explicar la variación

Las ciencias de la conducta han luchado por explicar de manera satisfactoria la variación en la conducta humana. En el corazón de muchas controversias científicas, desde la disputa del coeficiente intelectual y la raza durante la década de 1960 hasta el debate de la sociobiología humana durante las décadas de 1970 y 1980, hay conflictos sobre la existencia y las causas de las diferencias entre personas. Toda hipótesis que ha afirmado la existencia de diferencias genéticas entre grupos, entre los sexos, clases socioeconómicas, grupos étnicos o culturas, ha causado polémica. En el pasado, los argumentos evolucionistas se han usado como pretextos para justificar el movimiento eugenésico, el fascismo, el capitalismo sin límites, las políticas racistas de migración y la esterilización forzada, así como para argüir que algunas "razas" son más avanzadas que otras.[49]

[46] P. Bateson y P. Martin, *Design for a life: How behavior develops,* Jonathan Cape, Londres, 1999; R. Nesse y G. C. Williams, *supra,* n. 45.

[47] R. C. Richardson, *supra,* n. 25.

[48] L. Cosmides y J. Tooby, *supra,* 1987, n. 12.

[49] D. R. Oldroyd, *Darwinian impacts: An introduction to the Darwinian revolution,* Open University Press, Milton Keynes, 1980; H. Plotkin, *Evolution in mind: An introduction to evolutionary psychology,* Penguin, Londres, 1997.

¿Es coincidencia que el marco teórico de la psicología evolucionista, que esencialmente rechaza la noción de variación genética humana, se haya convertido en la postura ideológica más popular? ¿Los fundadores de la psicología evolucionista en los primeros años de la década de 1980 tenían miedo del trato que recibieron Jensen[50] y Wilson[51] por sugerir que la variación genética podría generar las diferencias entre grupos de personas y por lo tanto se alejaron de esta dinamita política? No tenemos fundamentos para sospechar que la postura ideológica de los primeros psicólogos evolucionistas se formuló por razones que no fueran científicas. Sin embargo, no hay duda de que la psicología evolucionista resulta agradable y popular por su énfasis en la *universalidad* de los mecanismos psicológicos. La evolución no es peligrosa si nos hace iguales a todos y los genes no son amenazantes si todos tenemos el mismo genoma. Como saben todos los psicólogos evolucionistas modernos, las variaciones conductuales aún se pueden explicar aceptando que hay uniformidad genética si hay una respuesta flexible de la gente a la variación ambiental, de tal forma que las diferentes condiciones ambientales generan diferentes respuestas conductuales. Los psicólogos evolucionistas muchas veces arguyen que la variación en la conducta puede resultar de la expresión de estrategias que dependen de las condiciones o las situaciones de los individuos, que en sí son el producto de nuestros mecanismos psicológicos evolucionados universales.[52]

Creemos que esta conjetura no es satisfactoria. No obstante, cualquier "miedo" de los genes es inapropiado y surge de un malentendido fundamental de lo que son los genes y de cómo operan. La expresión de genes usualmente tiene influencias sutiles en el fenotipo: por ejemplo, al sintetizar una proteína, incrementar el nivel de una hormona o al propiciar la secreción de un neurotransmisor. Los efectos genéticos siempre son mediados por factores ambientales y comúnmente se activan o desactivan como resultado de la experiencia.[53] De igual manera, todo tipo de aprendizaje, todas las formas de experiencia y todo impacto de la cultura depende por completo de la expresión de los genes. La variación genética no explica muchas diferencias entre la gente, pero los factores de desarrollo, las primeras experiencias y la cultura sí las explican. Hay diferencias genéticas entre distintos grupos de personas de diferentes culturas o países, que explican 93-95% de la variación genética humana.[54] Las diferencias genéticas en-

[50] A. R. Jensen, "How much can we boost IQ and scholastic achievement?", *Harvard Educational Review,* 33, 1969, pp. 1-123.

[51] E. O. Wilson, *supra,* n. 5.

[52] Por ejemplo, véase S. W. Gangestad y J. A. Simpson, "The evolution of human mating: Trade-offs and strategic pluralism", *Behavioral and Brain Sciences,* 23, 2000, pp. 573-644.

[53] P. Bateson y P. Martin, *supra,* n. 46; S. F. Gilbert, *Developmental biology,* 7ª ed., Sinauer, Sunderland, 2003; M. Ridley, *Nature via nature,* HarperCollins, Nueva York, 2003.

[54] N. Rosenberg, J. K. Pritchard, J. L. Weber *et al.,* "Genetic structure of human populations",

tre poblaciones frecuentemente son pequeñas en comparación con las diferencias culturales entre grupos. Las influencias genéticas en el fenotipo no son fijas y en la mayoría de los casos se pueden erradicar o revertir con experiencias particulares. Una influencia genética en un rasgo no evita que éste cambie a lo largo de la vida de un individuo, y de la misma manera, la observación de que la distribución de un rasgo en una sociedad cambia a lo largo del tiempo no significa que los genes no sean parcialmente responsables.

En nuestra opinión, este paradigma dominante de la psicología evolucionista ha socavado su propio potencial al comprometerse con la idea de la existencia de mecanismos psicológicos universales y de estructuras innatas de la mente, para explicar de manera satisfactoria la variación en la conducta humana en varios aspectos. Primero, independientemente de cómo se expliquen las diferencias genéticas, es un hecho que existen entre personas y entre grupos de personas.[55] La universalidad de la psicología evolucionista debilita su habilidad para entender por qué las personas varían, porque rechaza una de las mayores fuentes de variación. En el proceso, se limita a sí misma en tanto que no se permite explotar fructuosas investigaciones potenciales (un punto que desarrollamos más adelante). Si consideramos los tópicos de mayor interés para los psicólogos evolucionistas, es claro que las personas varían considerablemente en sus preferencias de apareamiento, su fidelidad, promiscuidad, empatía, altruismo, capacidad cooperativa, sociabilidad, capacidad para innovar, inteligencia, agresión, etc., y es muy probable que las diferencias en cada una de estas características se vean afectadas por la variación genética, en conjunto con otros factores. Sin embargo, los psicólogos evolucionistas han estudiado comparativamente pocas de estas características tomando en cuenta que la genética influye en ellas.

Segundo, la universalización también promueve una mentalidad esencialista en la que, por ejemplo, los psicólogos evolucionistas frecuentemente hablan de propiedades fundamentales en hombres y mujeres en lugar de explorar las causas sistemáticas de la variación de estas propiedades. Más adelante usaremos el ejemplo de variación transcultural en los roles sexuales para ilustrar este punto.

Tercero, la combinación de "mecanismos psicológicos universales" y lo que se considera una rica especificación de estos genes genera una concepción de la mente que le resta importancia a otros tipos de factores. Así, todos los efectos epigenéticos, adquiridos, prenatales, de la experiencia temprana, del desarrollo, ambientales y culturales se reducen a botones alternativos en una "rocola" completamente preprogramada por los genes. La metáfora de la rocola es engañosa en este sentido: los efectos ambientales e internos extragenéticos no cambian

Science, 298, 2002, pp. 2381-2385.

[55] *Idem.*

simplemente la conducta humana de un programa preespecífico a otro, sino que tienen un papel importante en la construcción de la mente y mantienen una interacción íntima y constante con los genes para darle forma a la conducta.

Un ejemplo ayudará a ilustrar estos puntos. Con influencia del trabajo experimental de Bateman[56] y el trabajo teórico de Trivers,[57] los psicólogos evolucionistas afirman la existencia de roles sexuales prescritos en los seres humanos. Debido a que la teoría de la evolución nos dice que el éxito reproductivo tiene una relación más estrecha con el número de parejas sexuales en los machos que en las hembras y que las hembras en general invierten más en los descendientes que los machos, algunos asumen que los hombres habrían sido seleccionados para buscar parejas múltiples, jóvenes y fértiles, mientras que las hembras se habrían seleccionado para ser selectivas de sus parejas sexuales, lo cual asegura que recibirían recursos o buenos genes a cambio de sexo.[58] Sin embargo, ni la teoría contemporánea de selección sexual ni la información sobre la varianza en éxito de apareamiento y reproductivo en poblaciones humanas históricas respalda la noción de un patrón universal simple.[59] En cambio, la teoría reciente[60] sugiere que varios factores, como la mortalidad sesgada sexualmente, la densidad de la población o la variación en calidad de la pareja, afectarán qué tan competitivos, selectivos y dispuestos a invertir en los descendientes son tanto machos como hembras. De acuerdo con la teoría de selección sexual moderna, se espera que los papeles sexuales varíen de forma considerable dentro y entre sociedades.

Un recuento de la evidencia sobre humanos revela una variación en cómo las suposiciones simples sobre los papeles sexuales tienen una fución en las poblaciones humanas.[61] Por ejemplo, la conjetura de que el éxito reproductivo masculino varía en mayor medida que el éxito reproductivo femenino no es demostrable en todas las poblaciones humanas: machos y hembras muestran una varianza casi equivalente en éxito reproductivo en sociedades monógamas, mientras que la varianza de los machos sobrepasa de manera significativa la de las hembras en sociedades poligámicas de pequeña escala.[62] Mientras que resulta probable que las influencias culturales representen un papel importante en la variación de las funciones sexuales dentro y entre poblaciones, la posibilidad de

[56] A. J. Bateman, "Intra-sexual selection in *Dorsophila*", *Heredity,* 2, 1948, pp. 349-368.

[57] R. L. Trivers, "Parental investment and sexual selection", en B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971,* Aldine, Chicago, 1972, pp. 136-179.

[58] Por ejemplo, véase D. M. Buss, *The evolution of desire,* Basic Books, Londres, 1994.

[59] G. R. Brown, K. N. Laland y M. Borgerhoff-Mulder, *supra,* n. 18.

[60] H. Kokko y R. A. Johnstone, "Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 357, 2002, pp. 319-330; H. Kokko y P. Monaghan, "Predicting the direction of sexual selection", *Ecology Letters,* 4, 2001, pp. 159-165.

[61] G. R. Brown, K. N. Laland y M. Borgerhoff-Mulder, *supra,* n. 18.

[62] *Idem.*

que la variación genética también genere en parte estas diferencias no se puede descartar. Aunque los psicólogos evolucionistas han registrado variación transcultural en estrategias de apareamiento,[63] el enfoque de las investigaciones en general ha sido la extracción de patrones universales de elecciones de pareja. Nosotros pensamos que, hasta no incorporar la variación dentro de las poblaciones y entre ellas de manera adecuada, los modelos de psicología evolucionista de elección de pareja sólo ofrecerán una explicación inadecuada de cómo la teoría de la evolución contribuye a nuestro conocimiento de la conducta humana.

El enfoque en los patrones universales ha evitado que se estudie de manera directa esta variación y ha evitado que los investigadores lleven a cabo un programa de investigación más rico que evalúe la teoría evolutiva contemporánea y explore los factores que generan diferentes conductas en diferentes sociedades.[64] Nosotros sugerimos que la variación de conductas entre sociedades no se puede entender a partir de un marco teórico nativista, incluso si se incorpora la idea de "estrategias que dependen de las condiciones" que la metáfora de la rocola está diseñada para capturar. La psicología evolucionista contemporánea tradicionalmente destaca estructuras de la mente innatas y con contenidos específicos; entre más flexibles y variables son las conductas, más inútiles resultan estas estructuras para explicarlas. Finalmente, pensamos que muchas veces la "estructura innata" de la mente humana resultará insuficiente para generar explicaciones satisfactorias de la variación en conductas humanas.

La evaluación de hipótesis: formas alternativas de evaluar

Hay valiosas investigaciones dentro de la psicología evolucionista que han ayudado a entender de manera más profunda la forma como funciona la mente humana, y son tan rigurosas y elaboradas como las de cualquier otra área de estudio de la evolución o la conducta humana. Sin embargo, la disciplina parece ser particularmente vulnerable a investigaciones de mala calidad que hacen poco más que usar el estereotipo del Pleistoceno para plantear una historia evolutiva que potencialmente explique un hallazgo psicológico. Un gran problema es que las hipótesis evolucionistas que explican un rasgo pocas veces se evalúan.[65]

Los psicólogos evolucionistas sin duda pensarán que somos injustos al insi-

[63] Véase D. M. Buss, M. Abbott, A. Angleitner *et al.,* "International preferences in selecting mates: A study of 37 cultures", *Journal of Cross-Cultural Psychology,* 21, 1990, pp. 5-47.

[64] G. R. Brown, T. E. Dickins, R. Sear y K. N. Laland, "Evolutionary accounts of human behaviour diversity", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B,* en producción.

[65] R. C. Richardson, *supra,* n. 25.

nuar que pocas veces ponen sus hipótesis a prueba; ellos afirmarían que sus publicaciones están llenas de pruebas experimentales de hipótesis evolucionistas. Sin embargo, tales investigaciones usualmente sólo tienen evaluaciones de las causas *próximas* de los rasgos o las conductas observadas, y no de las causas remotas. Ilustremos lo anterior con un ejemplo conocido. En un corpus de trabajo que consideramos valioso, Cosmides y Tooby[66] proponen la hipótesis de que una historia de intercambio recíproco entre nuestros ancestros homínidos resultó en la evolución de un módulo psicológico en la mente humana dedicado a identificar la defraudación y pusieron esta hipótesis a prueba con una serie de complejos y elegantísimos experimentos con la tarea de selección de Wason; así generaron hallazgos consistentes con su argumento.

Sin embargo, lo que estos experimentos evaluaron es la hipótesis de que los humanos poseen un mecanismo de detección de defraudación; pero no explicaron por qué existe. Un economista o un psicólogo social pudo haber propuesto la idea de que los individuos se benefician de un mecanismo de detección de defraudación sin recurrir a la teoría de la evolución y de igual forma esa hipótesis habría sido respaldada. Naturalmente, huelga decir que pensamos que la formulación de esta hipótesis se debe agradecer a la psicología evolucionista en general y a Cosmides y Tooby en particular: pensamos que la biología evolucionista es una fuente muy rica de ideas. Pero el hecho es que la tarea de selección de Wason no evalúa si la historia de altruismo recíproco en nuestros ancestros del Pleistoceno fue lo que llevó a la evolución de un mecanismo de detección de defraudadores.

Uno podría afirmar de la misma forma como lo hicieron Richerson y Boyd[67] que una historia de selección cultural grupal pudo haber resultado en la aparición de esta característica. Además, hasta que no haya evidencia sólida de que la tendencia de detección de defraudadores es de hecho universal, uno podría también argüir que este atributo es el producto de criarse en ciertos tipos de sociedades (y, por lo tanto argüir que nada tiene que ver con un mecanismo universal evolucionado). En este sentido, los psicólogos evolucionistas pocas veces demuestran sus hipótesis: los psicólogos son extraordinarios para determinar (a partir del pensamiento evolucionista) cuáles son los atributos o diferencias psicológicas que existen en las poblaciones humanas contemporáneas, pero son pésimos para evaluar hipótesis que explican por qué estos atributos están presen-

[66] J. Tooby y L. Cosmides, "The psychological foundations of culture", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture,* Oxford University Press, Nueva York, 1992, pp. 19-136.

[67] P. J. Richerson y R. Boyd, "The evolution of subjective commitment to groups: A tribal instincts hypothesis", en R. M. Nesse (ed.), *Evolution and the capacity for commitment,* Russell Sage Foundation, Nueva York, 2001, pp. 186-220; P. J. Richerson y R. Boyd, *Not by genes alone: How culture transformed human evolution,* Chicago University Press, Chicago, 2005.

tes. Eso significa que sus explicaciones evolucionistas son poco más que narraciones que explican la evidencia como mejor les conviene. A pesar de proponer que los mecanismos psicológicos evolucionados son adaptaciones, los psicólogos evolucionistas en general no logran evaluar las adaptaciones de la misma forma como lo hacen los biólogos evolucionistas: por ejemplo, al medir la heredabilidad del rasgo o determinar si el rasgo es derivado o ancestral.[68] Cuando los psicólogos evolucionistas tratan de enfrentarse a la cuestión de la universalidad, la evidencia usualmente muestra grandes cantidades de variación dentro de las poblaciones y entre ellas.[69]

La psicología evolucionista ha producido su propia versión de cómo las hipótesis evolucionistas se deberían generar y evaluar. Por ejemplo, Cosmides y Tooby[70] esbozan los pasos que los investigadores de la psicología evolucionista deberían seguir para llevar a cabo una investigación. En resumen, sugieren que los investigadores deberían *1)* usar la teoría de la evolución como punto de partida para desarrollar modelos de problemas adaptativos que los humanos tuvieron que resolver; *2)* tratar de determinar cómo estos problemas adaptativos se manifestaron en las condiciones del Pleistoceno; *3)* usar la teoría computacional para determinar el diseño de rasgos que cualquier programa cognitivo capaz de resolver el problema debería tener, y *4)* eliminar modelos alternativos con experimentos que comparen el modelo con la conducta observada en condiciones modernas.

En una vena de investigación similar, Buss[71] afirma que hay dos estrategias disponibles para generar y evaluar hipótesis evolucionistas: la primera, *derivada de la teoría* o *de deducción,* requiere que las hipótesis se deriven de la teoría de la evolución (por ejemplo, debido a que las mujeres invierten más en los descendientes que los hombres, las mujeres deberían ser más selectivas al elegir parejas), y estas hipótesis después se evalúan empíricamente. La segunda, *basada en la observación* o *de inducción,* permite que los investigadores hagan una observación sobre una conducta humana (por ejemplo, los hombres basan sus elecciones en el atractivo físico de sus parejas potenciales), y luego producen una hipótesis evolucionista para explicar esta observación que después se evalúa de manera empírica. Como explicamos antes, estos métodos no ayudan a evaluar las causas evolutivas de estas hipótesis, sólo las causas próximas. Además, ya hemos cuestionado nuestra capacidad de describir con certeza los problemas que enfrenta-

[68] R. C. Richardson, *supra,* n. 25.

[69] Por ejemplo, véase D. M. Buss, M. Abbott, A. Angleitner *et al., supra,* n. 63; D. P. Schmitt, "Sociosexuality from Argentina to Zimbabwe: A 48-nation study of sex, culture, and strategies of human mating", *Behavioral and Brain Sciences,* 28, 2005, pp. 247-311.

[70] L. Cosmides y J. Tooby, *supra,* 1987, n. 12.

[71] D. M. Buss, *supra,* n. 38.

ron nuestros ancestros. No obstante, tal vez la teoría de la evolución tiene cierta utilidad al derivar algunas hipótesis competentes, hipótesis que hacen predicciones alternativas de las causas próximas y luego eligen entre éstas por medio de una experimentación cuidadosa o del análisis de datos. El hecho de que este ejercicio refuta hipótesis evolucionistas de manera intrínseca y respalda hipótesis de otros campos, debilita cualquier sugerencia de que la psicología evolucionista es una narración adaptativa y propicia el rigor científico en la disciplina.

Buss[72] señala que una vez que las hipótesis evolucionistas se han especificado, existen varios métodos adicionales de evaluarlas, incluyendo comparaciones entre especies y dentro de las especies. Para los investigadores interesados en conductas y rasgos universales humanos, la comparación entre especies permite que las hipótesis evolucionistas se evalúen; por ejemplo, si pensamos que altos niveles de cuidado aloparental caracterizan a nuestra propia especie y a otras,[73] podemos preguntarnos si todos estos animales comparten rasgos específicos de sus historias de vida, que podrían tener una relación causal con este rasgo. Lo ideal es que los métodos estadísticos comparativos se desarrollen para responder tales preguntas de manera rigurosa.[74] Sin embargo, si pensamos en un rasgo en particular, como la lengua o la fuerte reciprocidad única en humanos, no podemos usar comparaciones entre especies debido a que sólo tenemos un solo dato. En esta situación, los investigadores pueden usar modelos matemáticos para investigar la probabilidad de que estos rasgos y conductas se desarrollaran durante nuestra historia evolucionista.[75] Infortunadamente, esta opción no aparece en la lista de Buss[76] y los psicólogos evolucionistas en general han usado muy poco este método. En cambio, los ecologistas conductuales humanos, los evolucionistas culturales y los coevolucionistas genético-culturales usan los modelos matemáticos ampliamente.

Cuando los psicólogos evolucionistas hablan de usar comparaciones intraespecíficas, usualmente se refieren a la búsqueda de estrategias "dependientes de las condiciones" o "dependientes de las situaciones". Actualmente, parece que se ha tomado poco en cuenta la posibilidad de que la variación entre individuos puede ser el resultado de diferencias genéticas entre ellos. Tampoco se le ha

[72] *Idem.*

[73] Por ejemplo, véase S. B. Hrdy, *Mother nature: Natural selection and the female of the species,* Chatto & Windus, Londres, 1999.

[74] P. H. Harvey y M. D. Pagel, *The comparative method in evolutionary biology,* Oxford University Press, Oxford, 1991.

[75] Por ejemplo, véase S. Bowles y H. Gintis, "The evolution of strong reciprocity: Cooperation in heterogeneous populations", *Theoretical Population Biology,* 65, 2004, pp. 17-28; R. Boyd, H. Gintis, S. Bowles y P. J. Richerson, "The evolution of altruistic punishment", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 100, 2003, pp. 3531-3535.

[76] D. M. Buss, *supra,* n. 38.

prestado atención a la posibilidad de que las diferencias entre personas se podrían explicar en términos de cultura transmitida, y cuando sí se ha tomado en cuenta, frecuentemente se descarta como superficial o intrascendental.[77] Tooby y Cosmides "descomponen el concepto tradicional de cultura" en una "metacultura" universal: una "cultura evocada" en la que la variación conductual se genera por distintos detonantes de mecanismos psicológicos particulares de las condiciones locales y una "cultura epidemiológica" de elementos transmitidos socialmente.[78] Sin embargo, cualquier "cultura epidemiológica" es ignorada por los psicólogos evolucionistas, quienes casi siempre explican la variación como cultura condicional o evocada-por-la-situación-particular.[79] Tooby y Cosmides rechazan categóricamente que la cultura transmitida sea la causa de rasgos y conductas porque afirman que las mentes filtran y reconstruyen la información que reciben.[80]

Infortunadamente, los psicólogos evolucionistas rara vez evalúan si las variaciones conductuales se podrían caracterizar como dependientes de las condiciones o transmitidas socialmente (aunque queda claro que estas categorías no son mutuamente excluyentes). Por ejemplo, si la variación cultural humana se evoca mucho, entonces las condiciones ambientales deberían explicar la mayor parte de la variación en conductas humanas. Aquí, hay resultados mezclados: los ecologistas conductuales usualmente afirman que pueden explicar aspectos de la conducta humana como respuestas a condiciones ecológicas;[81] sin embargo, algunas investigaciones señalan que las grandes variaciones conductuales humanas se pueden explicar en términos más culturales que ecológicos.[82] Hay suficientes hallazgos en la categoría ecológica para poder descartar la problemática de la cultura transmitida.

Los psicólogos evolucionistas al parecer no logran atender la posibilidad de que los límites genéticos en la adquisición de conocimiento en humanos pueden ser tan extensos que nuestras mentes evolucionadas pueden adquirir un mar interminable de patrones posibles de conductas aprendidas, siempre y cuando sean ampliamente adaptativas (o sólo un poco maladaptativas) en el contexto social actual. Como resultado, para comprender por qué un fragmento particu-

[77] J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 66; J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 28.

[78] J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 66, p. 121.

[79] G. R. Brown, T. E. Dickins, R. Sear y K. N. Laland, *supra,* n. 64.

[80] J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 66, p. 118.

[81] Por ejemplo, véase L. Cronk, N. Changon y W. Irons (eds.), *Adaptation and human behavior: An anthropological perspective,* Aldine the Gruyter, Nueva York, 2000; E. A. Smith y B. Winterhalder (eds.), *Evolutionary ecology and human behavior,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1992.

[82] Por ejemplo, véase C. R. Guglielmino, C. Viganotti, B. Hewlett y L. L. Cavalli-Sforza, "Cultural variation in Africa: Role of mechanisms of transmission and adaptation", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 92, 1995, pp. 7585-7589.

lar de información se ha adquirido en lugar de sus alternativas necesitamos preguntarnos: "¿cuál es la cultura local?" o "¿quién es el transmisor?" en lugar de "¿cuál es el mecanismo psicológico evolucionado?" Este conocimiento social resulta esencial para predecir cuál será la información adquirida por el aprendiz. Además, en algunos contextos, imaginamos que algunos mecanismos psicológicos generales evolucionados (por ejemplo, "confórmate" y "copia al individuo más exitoso") sí pudieron ser favorecidos sin que existieran sesgos de contenido en el aprendizaje. El punto importante aquí es que, aunque la adquisición de conocimiento transmitido socialmente debe depender de mecanismos psicológicos evolucionados que detectan y filtran la información entrante y que la reconstruyen de varias maneras, la existencia de estos mecanismos no significa necesariamente que la transmisión social de información no sea en parte la causa de conductas y rasgos humanos.[83]

Además, una vez que los investigadores adquieren el punto de vista de que parte de la varianza en conducta humana es provocada por la variación de la transmisión cultural y en parte por la variación genética, incluyendo rasgos funcionales psicológicos, surge una gran cantidad de métodos para evaluar las hipótesis. Aquí atendemos un ejemplo investigado ampliamente: la coevolución de producción láctea y el gen de absorción de lactosa en adultos, para ilustrar los métodos que actualmente se están usando en campos afines y que potencialmente podrían utilizar los psicólogos evolucionistas.

Algunos, pero no todos los humanos, particularmente aquellos en sociedades pastoriles, poseen la capacidad de digerir leche y productos lácteos sin enfermarse; lo anterior llevó a Simoons a proponer la *hipótesis histórico-cultural* en la que afirma que la producción láctea creó la presión de selección que provocó que los genes involucrados en la absorción láctea se hicieran comunes en las sociedades pastoriles.[84] Nótese que ésta es una hipótesis evolucionista para un atributo humano, lógicamente equivalente a las que proponen los psicólogos evolucionistas.

Una variedad de investigadores, como antropólogos, arqueólogos, demógrafos, genetistas y biólogos evolucionistas, han evaluado la hipótesis de Simoons de varias formas. Se ha identificado un gen responsable por la absorción de lactosa en adultos (LTP) y los genetistas estadísticos han afirmado que lo más probable es que este gen se seleccionó hace poco y con gran rapidez.[85] Bersaglie-

[83] Que es contrario a lo que afirman Tooby y Cosmides en J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 66.

[84] W. H. Durham, *Coevolution: Genes, culture and human diversity,* Stanford University Press, Palo Alto, 1991; F. Simoons, "Primary adult lactose intolerance and milking habit: A problem in biological and cultural interrelations. II: A culture historical hypothesis", *Digestive Diseases and Sciences,* 15, 1970, pp. 695-710.

[85] T. Bersaglieri, P. C. Sabeti, N. Patterson *et al.,* "Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene", *American Journal of Human Genetics,* 74, 2004, pp. 1111-1120; B. F. Voight, S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, *supra,* n. 32.

ri y sus colegas[86] calculan que la fuerte selección de este rasgo ocurrió en los últimos 5000 a 1000 años, lo cual es consistente con la ventaja que significa la persistencia de la lactasa en sociedades con fuerte producción láctea. Se estima que el coeficiente de selección asociado con la absorción de lactosa en adultos es de 0.09 a 0.19 para la población escandinava.[87] La variante del gen LTP que genera la persistencia de la lactasa está ausente en el ADN extraído de pastores europeos del Neolítico,[88] lo cual respalda la hipótesis de que la cultura precedió a la genética. Se han identificado más de cuatro alelos que facilitan la persistencia de la lactasa en adultos en distintas poblaciones humanas,[89] lo cual comprueba la replicación del mecanismo. También se puede encontrar respaldo en el patrón de variación geográfica en los genes de proteína de leche en los ganados europeos, que varía con la tolerancia a la lactosa actual en humanos.[90]

Durham[91] predijo que las poblaciones humanas con tradiciones de consumo de productos de leche fermentados, como el queso y el yogurt, pero no leche fresca, mostrarán niveles intermedios de persistencia de la lactasa en adultos, porque estos productos derivados tienen un nivel menor de lactosa; esta predicción ya se confirmó. Modelos evolucionistas genético-culturales se han construido para investigar la coevolución del uso de leche y la absorción de la lactosa,[92] lo cual confirma que los procesos culturales podrían posiblemente causar una selección modificada y revela una contingencia de la frecuencia genética en la probabilidad de que los hijos de consumidores de productos lácteos también sean consumidores. Holden y Mace[93] aplicaron métodos filogenéticos comparativos en la filogenia de grupos humanos culturales y no encontraron evidencia de explicaciones alternativas de la variación en la digestión de lactosa pero sí encontraron respaldo para la hipótesis de producción láctea. Además, su análisis

[86] T. Bersaglieri, P. C. Sabeti, N. Patterson *et al.*, *supra,* n. 85.

[87] *Idem.*

[88] J. Burger, M. Kirchner, B. Bramanti *et al.*, "Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans", *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 3736-3741.

[89] S. A. Tishkoff, F. A. Reed, A. Ranciaro *et al.*, "Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe", *Nature Genetics,* 39, 2007, pp. 31-40.

[90] A. Beja-Pereira, G. Lukiart, P. R. England *et al.*, "Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes", *Nature Genetics,* 35, 2003, pp. 311-313.

[91] W. H. Durham, *supra,* n. 84.

[92] K. Aoki, "A scholastic model of gene-culture coevolution suggested by the 'culture historical hypothesis' for the evolution of adult lactose absorption in humans", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 83, 1986, pp. 2929-2933; M. W. Feldman y L. L. Cavalli-Sforza, "On the theory of evolution under genetic and cultural transmission with application to the lactose absorption problem", en M. W. Feldman (ed.), *Mathematical evolutionary theory,* Princeton University Press, Princeton, 1989, pp. 145-173.

[93] C. Holden y R. Mace, "Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults", *Human Biology,* 69, 1997, pp. 605-628.

desarrolló métodos estadísticos que confirman que la producción láctea evolucionó primero y luego ésta favoreció la tolerancia a la lactosa, no al revés.

Colectivamente, este corpus de evidencia constituye un respaldo sólido para esta hipótesis evolucionista. Aunque el vínculo entre un gen y una conducta pueda ser menos directo que en este ejemplo, no hay excusa para no utilizar los mejores métodos disponibles para estudiar la evolución de la cognición. Tales métodos no son una solución rápida y requieren muchos años de esfuerzo, y muchas veces necesitan colaboración interdisciplinaria. Sin embargo, si las disciplinas afines como la biología evolucionista, la neurociencia y la genética conductual pueden aventurarse en este tipo de enormes y desafiantes iniciativas de investigación, ¿por qué no podría hacerlo también la psicología evolucionista? Si creemos que la variación genética y cultural representa un papel en la variación entre individuos en cuanto a sus procesos psicológicos, podemos usar estos métodos para hacer preguntas sobre la conducta humana.

¿Por qué no adoptan los psicólogos evolucionistas este tipo de métodos? Nosotros sospechamos que la respuesta a esta pregunta es que el marco teórico dominante los entorpece y desalienta, por lo que no exploran las ricas posibilidades de evaluar sus hipótesis. La variación genética que afecta el funcionamiento del cerebro se ha identificado, pero los psicólogos evolucionistas raras veces miden o calculan las ventajas para la aptitud de atributos psicológicos específicos y patrones de conducta porque es poco probable que la suposición de que los mecanismos psicológicos evolucionaron para funcionar en entornos pasados pero no presentes (así como la técnica de "contar bebés") sea productiva o útil.[94]

Se podrían realizar análisis coevolutivos genético-culturales para investigar la plausibilidad de hipótesis de la psicología evolucionista, pero los psicólogos evolucionistas usualmente no explotan tales métodos, probablemente porque asumen que la selección relevante ocurrió en el Pleistoceno, antes de que hubiera una cultura poderosa, o tal vez porque la metáfora de la mente como rocola insinúa que la cultura no puede dirigir eventos evolutivos. Los análisis comparativos, estadísticos y filogenéticos se podrían usar para investigar los factores que explican la variación en los atributos psicológicos humanos, pero los psicólogos evolucionistas usualmente no usan estos métodos; sospechamos que esto se debe a que creen que los mecanismos psicológicos son universales. Como carecen de todos estos métodos, los psicólogos evolucionistas pueden hacer pocas cosas productivas con la teoría de la evolución, además de usarla para generar hipótesis. La psicología evolucionista contemporánea usa muy pocos métodos

[94] C. B. Crawford, "The future of sociobiology: Counting babies or studying proximate mechanism?", *Trends in Ecology and Evolution,* 8, 1993, pp. 183-186; D. Symons, "Adaptiveness and adaptation", *Ethology and Sociobiology,* 11, 1990, pp. 437-444.

evolucionistas por culpa de sus principios fundamentales: universalismo, nativismo y gradualismo.

Una visión del futuro

Es ya claro que nuestra visión de un futuro para el campo más amplio de la psicología evolucionista necesita la integración de enfoques afines. Creemos que esta integración es valiosa no porque seamos ecuménicos, sino porque fortalecería el campo y facilitaría la capacidad científica. El campo más extenso de la psicología evolucionista se beneficiaría en gran medida de utilizar el arsenal completo de los métodos evolucionistas que actualmente se están desarrollando en las ciencias humanas. De la ecología conductual humana, los psicólogos evolucionistas pueden extraer métodos para estudiar la variación en conducta humana (por ejemplo, el desarrollo y la evaluación de modelos o la medición de diferenciales de aptitud); de hecho, eso debería ser relativamente fácil en tanto que muchos psicólogos evolucionistas ya usan estas herramientas. De los campos de la biología evolucionista, la filogenética comparativa y la coevolución genético-cultural, los psicólogos evolucionistas podrían sacar métodos para construir modelos evolutivos, formas de demostrar adaptaciones, formas de evaluar hipótesis evolucionarias y formas de medir coeficientes de selección. Investigadores que no son psicólogos ya han usado la coevolución genético-cultural para estudiar fenómenos del campo de la psicología, como la evolución del lenguaje, la cooperación, el aprendizaje, la inteligencia, las diferencias entre sexos y la lateralidad,[95] asimismo ya se usan métodos estadísticos comparativos para investigar la lengua y la evolución de sistemas de apareamiento.[96] Estos avances requerirían, sin embargo, que la psicología evolucionista rechace su compromiso con la conjetura, falsa a todas luces, de que toda selección relevante en la mente humana ocurrió en el Pleistoceno.

De los evolucionistas culturales, los psicólogos evolucionistas podrían derivar métodos evolutivos para predecir, modelar y medir cómo cambian los fenómenos culturales; también podrían crear formas de desarrollar modelos alternativos a los modelos evolutivos basados en genética que sí se puedan (a diferencia de los modelos genéticos) evaluar por su capacidad para explicar rasgos psicoló-

[95] K. N. Laland, F. J. Odling-Smee y S. Myles, *supra,* n. 32; P. J. Richerson, R. Boyd y J. Henrich, "Gene-culture co-evolution in the age of genomics", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 107, 2010, pp. 8985-8992.

[96] R. D. Gray y Q. D. Atkinson, "Language tree divergence times support the Anatolian theory of Indo-European origin", *Nature,* 426, 2003, pp. 435-459; C. J. Holden y R. Mace, "Spread of cattle led to the loss of matriliny in Africa: A coevolutionary analysis", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. 2425-2433; M. Pagel, Q. D. Atkinson y A. Meade, "Frequency of word-use predicts rates of lexical evolution throughout Indo-European history", *Nature,* 449, 2007, pp. 717-720.

gicos. Eso requeriría, sin embargo, que los psicólogos evolucionistas rechazaran las posturas ideológicas de que la transmisión cultural no es importante, que la cultura no puede evolucionar y que todo lo que hace la cultura es presionar botones en la rocola de la mente. De los genetistas, los psicólogos evolucionistas podrían obtener mucha información que detalla los efectos genéticos en el cerebro, los genes que se piensa son responsables por la singularidad humana, los genes sujetos a selección reciente y las redes de coexpresión genéticas. Esto requeriría, sin embargo, que los psicólogos evolucionistas rechazaran cualquier compromiso canónico con patrones universales. La psicología evolucionista necesita desarrollar una comprensión de mecanismos psicológicos no universales porque la evolución ha provocado enormes variaciones en nuestra especie, como lo ha hecho en todas. Esto también requeriría que pensaran en los genes como entidades interactivas que las experiencias ambientales activan y como entidades variables que varían significativamente entre personas. Hay aspectos de la conducta y la psicología humana que son universales, que no son adaptativos y que se prenden y apagan como botones en una rocola, pero la psicología evolucionista debería evitar la suposición de que lo anterior es una regla universal e infalible.

Es debatible si el campo de la psicología evolucionista ha empezado ya esta travesía y si los problemas que atribuimos a los estrechos puntos de vista de la psicología evolucionista caracterizan a todo el campo. Definitivamente, creemos que nuestra descripción de la psicología evolucionista no es anacrónica y creemos que la mayoría de sus principios fundamentales sí permean la disciplina completa. En nuestra opinión, las estructuras filosóficas, conceptuales y metodológicas desarrolladas por los líderes de la psicología evolucionista en la década de 1980 siguen ejerciendo una influencia dominante en el campo y el universalismo, el gradualismo, la especificidad de dominios, el concepto de EEA, etc. Unas de ellas, por ejemplo, se pueden encontrar en algunos de los capítulos del presente libro. Sin embargo, vemos signos positivos, por ejemplo: la integración de la psicología evolucionista tradicional con perspectivas propias de la ecología conductual humana (véase el capítulo I del presente volumen), de investigadores individuales que utilizan métodos de varias subdisciplinas (por ejemplo, el capítulo III del presente volumen) y cautela cuando se habla del EEA.

Sospechamos que, debido a la postura neutral en cuanto a mecanismos, característica de la ecología conductual, es potencialmente más difícil reconciliar la psicología evolucionista con la evolución cultural de lo que es reconciliarla con la ecología conductual.[97] Los psicólogos evolucionistas han sugerido que su

[97] Véase el capítulo I para un ejemplo de la integración de la psicología evolucionista y la ecología conductual, y el capítulo VI para un ejemplo de la integración de la ecología conductual y la evolución cultural.

campo les ofrece las herramientas para estudiar la mente, para determinar una serie no arbitraria de mecanismos psicológicos evolucionados que provocan la cognición y la conducta humana.[98] Empero, mientras que la mayoría de los evolucionistas culturales coincidirían en que hay mecanismos psicológicos evolucionados, su comprensión de los mismos frecuentemente es muy diferente de la de los psicólogos evolucionistas. En lugar de pensar que hay mecanismos psicológicos que detectan defraudadores o que hay otros que provocan que cierto índice cintura/cadera sea atractivo, los evolucionistas culturales piensan que los mecanismos evolucionados sirven para copiar las conductas de individuos exitosos o para conformarse con la tradición local; además, esta forma de pensar no rechaza la noción de que los mecanismos pertenezcan a distintos dominios específicos, como han afirmado psicólogos evolucionistas contemporáneos: algunos de estos mecanismos pueden dictar lo que se considera atractivo, otros lo que se come y otros dictan con quién se coopera.

Sin embargo, éste es un tema accesible empíricamente siempre y cuando los psicólogos evolucionistas estén abiertos a la posibilidad de que la información transmitida socialmente afecta la conducta; creemos que su perspectiva se podría integrar con la de evolucionistas culturales en el largo plazo. Swami y Salem[99] afirman que los mejores y peores ejemplos de psicología se pueden encontrar entre las investigaciones del atractivo, en particular aquellas investigaciones sobre los índices cintura/cadera. Una característica reciente de este corpus de investigación es el reconocimiento de que las nociones de atractivo cambian a lo largo del tiempo y varían de un lugar a otro en una manera consistente con influencias transmitidas socialmente en las preferencias de apareamiento.[100] Tanto modelos matemáticos[101] como investigaciones experimentales[102] respaldan el argumento de que las preferencias de apareamiento transmitidas socialmente pueden generar selección sexual en rasgos humanos físicos y de la personalidad. Estos hallazgos insinúan la posibilidad de una reconciliación. Otras oportunida-

[98] D. M. Buss, *supra,* n. 38.

[99] En el capítulo v.

[100] Por ejemplo, R. Sear y F. W. Marlowe, "How universal are human mate choices? Size does not matter when Hadza foragers are choosing a mate", *Biology Letters,* 5, 2009, pp. 606-609; M. J. Tovée, V. Swami, A. Furnham y R. Mangalparsad, "Changing perceptions of attractiveness as observers are exposed to a different culture", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 443-456.

[101] K. N. Laland, "On the evolutionary consequences of sexual imprinting", *Evolution,* 48, 1994, pp. 477-489; K. N. Laland, "Exploring gene-culture interactions: Insights from handedness, sexual selection and niche-construction case studies", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 3577-3589.

[102] B. C. Jones, L. M. DeBruine, A. C. Little *et al.,* "Social transmission of face preferences among humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 899-903; A. C. Little, R. P. Burriss, B. C. Jones *et al.,* "Social influence in human face preference: Men and women are influenced more for the long-term than short-term attractiveness decisions", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 140-146.

des de síntesis pueden surgir del uso de los psicólogos evolucionistas de la noción propia de los evolucionistas culturales de los sesgos de contenido,[103] que pueden representar predisposiciones evolucionadas que favorecen la adquisición de ciertos tipos de información transmitida.

La perspectiva de la psicología evolucionista ha traído el estudio de la mente al dominio de la teoría de la evolución y lo ha hecho con un enfoque en las causas próximas. También ha representado un acercamiento creativo al estudio de la conducta humana y ha creado una gran riqueza de ideas y métodos nuevos. No hay duda de que el corpus de investigación de la psicología evolucionista ha contribuido de manera significativa a muchas áreas de la psicología. Sin embargo, el campo extenso de la psicología evolucionista ya no puede adherirse más al marco teórico del pasado;[104] no importa que ese marco haya sido fructífero alguna vez. El pluralismo es el motor del progreso en tanto que genera variación e intercambio. La psicología evolucionista necesita mirar hacia afuera para progresar: para incorporar evidencia, ideas y métodos de campos afines. Su modelo de desarrollo conductual debería ser el que crearon los biólogos del desarrollo. Su comprensión de la variación genética debería ser la descrita por los genetistas moleculares y poblacionales. Su comprensión de la biología evolucionista debería ser la que proveen los biólogos evolucionistas contemporáneos. Si no logran incorporar tales desarrollos, la psicología evolucionista se arriesga a ser completamente suprimida por las disciplinas afines. Sobre todo, la psicología evolucionista necesita reconocer que actualmente usa la teoría de la evolución de una forma deficiente y que la biología evolucionista tiene mucho más que ofrecer en términos de generación de hipótesis. Nos encantaría ver una psicología evolucionista futura caracterizada por riqueza, pluralidad e interdisciplinaridad, en armonía con las disciplinas vecinas, que emplee una multitud de métodos empíricos y teóricos de forma rigurosa y disciplinada. ¡Ha llegado la hora de que la psicología evolucionista evolucione!

AGRADECIMIENTOS

Kevin N. Laland recibió el apoyo del BBSRC (BB/C005430/1) y de EU (NEST-Pathfinder, Cultaptation). Gillian Brown recibió el apoyo de la asociación para el desarrollo de carreras Wellcome Trust. Agradecemos los útiles comentarios de Rebecca Sear en los primeros borradores del presente capítulo.

[103] Véase capítulo x.
[104] J. Tooby y L. Cosmides, *supra,* n. 28.

BIBLIOGRAFÍA

Aiello, L. C., y P. Wheeler, "The expensive-tissue hypothesis: The brain and the digestive in human and primate evolution", *Current Anthropology,* 36, 1995, pp. 199-222.

Aitken, K. J., "Intersubjectivity, affective neuroscience, and the neurobiology of autistic spectrum disorders: A systematic review", *Keio Journal of Medicine,* 57, 2008, pp. 15-36.

Al-Afaleq, y A. Homeida, "Effects of low doses of oestradiol, testosterone, and dihydrotestosterone on the immune response of broiler chicks", *Immunopharmacology and Immunotoxicology,* 20, 1998, pp. 315-327.

Alam, A., S. Saha, A. Razzaque y J. van Ginneken, "The effect of divorce on infant mortality in a remote area of Bangladesh", *Journal of Biosocial Science,* 33, 2001, pp. 271-278.

Alexander, R. D., *Darwinism and human affairs,* University of Washington Press, Seattle, 1979.

———, *The biology of moral systems,* Aldine de Gruyter, Hawthorne, 1987.

———, "Evolution of the human psyche", en P. Mellars y C. Stringer (eds.), *The human revolution: Behavioural and biological perspectives on the origins of modern humans,* Princeton University Press, Princeton, 1989, pp. 455-523.

Allal, N., R. Sear, A. M. Prentice y R. Mace, "An evolutionary model of stature, age at first birth and reproductive success in Gambian women", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. 465-470.

Alley, T. R., y M. R. Cunningham, "Averaged faces are attractive but very attractive faces are not average", *Psychological Science,* 2, 1991, pp. 123-125.

Alonso, S., "Mate choice copying affects sexual selection in wild populations of the osellated wrasse", *Animal Behaviour,* 75, 2008, pp. 1715-1723.

Altman, J., S. Altman y G. Hausfater, "Determinants of reproductive success in savannah baboons *(Papio cynocephalus)*", en T. Clutton-Brock (ed.), *Reproductive success,* Chicago University Press, Chicago, 1986, pp. 403-418.

Altringham, J. D., *Bats: Biology and behavior,* Oxford University Press, Oxford, 1999.

Álvarez, H., "Residence groups among hunter-gatherers: A view of the claims and evidence for patrilocal bands", en B. Chapais y C. M. Berman (eds.), *Kinship and behaviour in primates,* Oxford University Press, Oxford, 2004, pp. 420-442.

American Psychiatric Association, *Diagnostic and Statistical Manual of Mental Disorders,* 4ª ed., American Psychiatic Association, Washington, 2000, pp. 324-325.

Ancel, L. W., "Undermining the Baldwin expediting effect: Does phenotypic plasticity accelerate evolution?", *Theoretical Population Biology,* 58, 2000, pp. 307-319.

Anderson, J., y C. Crawford, "Modeling costs and benefits of adolescent weight control as a mechanism for reproductive suppression", *Human Nature,* 3, 1992, pp. 299-334.

Anderson, K. G., "How well does paternity confidence match actual paternity? Evidence from worldwide nonpaternity rates", *Current Anthropology,* 47, 2006, pp. 513-520.

Anderson, K. G., H. Kaplan y J. Lancaster, "Paternal care by genetic fathers and stepfathers I: Reports from Albuquerque men", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 405-431.

Anderson, K. G., H. Kaplan, D. Lam y J. Lancaster, "Paternal care by genetic fathers and step fathers II: Reports by Xhosa high school students", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 433-451.

Anderson, N. A., y E. W. Brown, "Causes of prematurity III. Influence of race and sex on duration of gestation and weight at birth", *American Journal of Diseases of Children,* 65, 1943, pp. 523-534.

Angelman, H., "'Puppet' children: A report on three cases", *Developmental Medicine and Child Neurology,* 7, 1965, pp. 681-688.

Aoki, K., "A scholastic model of gene-culture coevolution suggested by the 'culture historical hypothesis' for the evolution of adult lactose absorption in humans", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 83, 1986, pp. 2929-2933.

———, "Theoretical and empirical aspects of gene-culture coevolution", *Theoretical Population Biology,* 59, 2001, pp. 253-261.

Apicella, C., y F. Marlowe, "Men's reproductive investment decisions: Mating, parenting and self-perceived mate value", *Human Nature,* 18, 2007, pp. 22-34.

Apicella, C., A. C. Little y F. Marlowe, "Facial averageness and attractiveness in an isolated population of hunter-gatherers", *Perception,* 36, 2007, pp. 1813-1820.

Armstrong, J., *The secret power of beauty,* Penguin, Londres, 2004.

Arnold, F., "Sex preference and its demographic and health implications", *International Family Planning Perspectives,* 18, 1992, pp. 93-101.

Arnold, K., y K. Zuberbuhler, "Semantic combinations in primate calls", *Nature,* 441, 2006, p. 303.

Arnold, S., y D. Duvall, "Animal mating systems: A synthesis based on selection theory", *The American Naturalist,* 143, 1994, pp. 317-348.

Arshad, M., y M. Fitzgerald, "Did Michelangelo (1475-1564) have high-functioning autism?", *Journal of Medical Biography,* 12, 2004, pp. 115-120.

Ashwin, C., E. Ashwin, E. Tavassoli *et al.,* "Olfactory hypersensitivity in autism spectrum conditions", en producción.

Ashwin, E., C. Ashwin, D. Rhydderch *et al.,* "Eagle-eyed visual activity: An experimental investigation of enhanced perception in autism", *Biological Psychiatry,* 65, 2008, pp. 17-21.

Asperger, H., "Autistic psychopathy' in childhood", traducción al inglés de Uta Frith, en U. Frith (ed.), *Autism and Asperger syndrome,* Autism Today, Alberta, Canadá, 1991, pp. 37-92.

Atwood, T., "What is Asperger's syndrome?" en K. L. Simmons (ed.), *The official autism 101 manual: Autism Today,* Autism Today, Alberta, Canadá, 2006, p. 6-7.

Axell, A., y H. Kase, *Kamikaze: Japan's suicide gods,* Longman, Nueva York, 2002.

Axelrod, R., *The evolution of cooperation,* Basic Books, Nueva York, 1984.

Axelrod, R., y W. D. Hamilton, "The evolution of cooperation", *Science,* 211, 1981, pp. 1390-1396.

Azar, R., D. Paquette, M. Zoccolillo *et al.,* "The association of major depression, conduct disorder, and maternal overcontrol with a failure to show a cortisol buffered response in 4-month-old infants of teenage mothers", *Biological Psychiatry,* 62, 2007, pp. 573-509.

Badcock, C. R., "Mentalism and mechanism: The twin modes of human cognition", prepublicación del capítulo 5, en C. Crawford y C. Salmon (eds.), *Human nature and social values: Implications of evolutionary psychology for public policy,* Lawrence Erlbaum Associates, Londres, 2002/2004, pp. 99-116.

———, *The imprinted brain: How genes set the balance between autism and psychosis,* Jessica Kingsley, Londres, 2009.

———, *The age of Asperger: Autism, society and history,* en producción.

Badcock, C. R., y B. Crespi, "Imbalanced genomic imprinting in brain development: An evolutionary basis for the etiology of autism", *Journal of Evolutionary Biology,* 19, 2006, pp. 1007-1032.

Baddeley, A. D., *Working memory,* Oxford University Press, Nueva York, 1986.

Baddeley, A. D., y G. J. Hitch, "The psychology of learning a motivation", en G. A. Bower, *Recent advances in learning and motivation,* Academic Press,Nueva York, 1974, pp. 47-89.

Baddeley, A. D., y R. H. Logie, "Working memory: The multiple component model", en A. Miyake y S. Priti (eds.), *Models of working memory: Mechanisms of active maintenance and executive control,* Cambridge University Press, Cambridge, 1999, pp. 28-61.

Bailey, S. M., J. P. Goldberg, W. C. Swap *et al.,* "Relationships between body dissatisfaction and physical measurements", *International Journal of Eating Disorders,* 9, 1990, pp. 457-461.

Bakker, T. C. M., R. Künzler y D. Mazzi, "Condition-related mate choice in sticklebacks", *Nature,* 401, 1999, p. 234.

Bandura, A., "Towards psychology of human agency", *Perspectives on Psychological Science,* 2, 2006, pp. 164-180.

Barclay, P., y R. Willer, "Partner choice creates competitive altruism in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 2007, 274, pp. 749-753.

Barkow, J. H., y N. Burley, "Human fertility, evolutionary biology, and the demographic transition", *Ethology and Sociobiology,* 1, 1980, pp. 162-180.

Baron-Cohen, S., "Are autistic children 'behaviourists'? An examination of their mental-physical and appearance-reality distinctions", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 19, 1989, pp. 579-600.

———, *Mindblindness: An essay on autism and theory of mind,* MIT Press, Cambridge, 1995, pp. 38-58.

Baron-Cohen, S., *The essential difference: Men, women, and the extreme male brain,* Allen Lane, Londres, 2003.

———, "The assortative mating theory", *Edge,* 158, recuperado el 6 de abril de 2005 <http://www.edge.org/documents/archive/edge158.html>.

Baron-Cohen, S., y L. Else, "In a different world", *New Scientist,* 14 de abril de 2001.

Baron-Cohen, S., S. Wheelwright, A. Spong *et al.,* "Are intuitive physics and intuitive psychology independent? A test with children with Asperger syndrome", *Journal of Developmental and Learning Disorders,* 5, 2001, pp. 47-78.

Baron-Cohen, S., S. Wheelwright, C. Scott *et al.,* "Is there a link between engineering and autism?", *Autism,* 1, 1997, pp. 101-109.

Baron-Cohen, S., S. Wheelwright, V. Stone y M. Rutherford, "A mathematician, a physicist and a computer scientist with Asperger Syndrome: Performance on folk psychology and folk physics tests", *Neurocase,* 5, 1999, pp. 475-483.

Barrett, J. L., y M. A. Nyhof, "Spreading non-natural concepts: The role of intuitive conceptual structures in memory and transmission of cultural materials", *Journal of Cognition and Culture,* 1, 2001, pp. 69-100.

Barrett, L., R. Dunbar y J. Lycett, *Human evolutionary psychology,* Palgrave, Basingstoke, 2002.

Barton, R. A., y R. I. M. Dunbar, "Evolution of the social brain", en A. Whiten y R. W. Byrne (eds.), *Machiavellian intelligence II: Extensions and evaluations,* Cambridge University Press, Cambridge, 1997.

Bateman, A. J., "Intrasexual selection on Dorsophilia", *Heredity,* 2, 1948, pp. 349-368.

Bateson, M., P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, "Methodological issues in studies of female attractiveness", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Baskingstole, 2007, pp. 46-62.

Bateson, P. P. G., "The active role of behaviour in evolution", *Biological Philosophy,* 19, 2004, pp. 238-298.

———, "The adaptability driver: Links between behaviour and evolution", *Biological Theory,* 1, 2007, pp. 342-345.

Bateson, P., D. Barker, T. Clutton-Brock *et al.,* "Developmental plasticity and human health", *Nature,* 430, 2004, pp. 419-421.

Bateson, P., y P. Martin, *Design for a life: How behavior develops,* Jonathan Cape, Londres, 1999.

Baudouin, J., y G. Tiberghien, "Symmetry, averageness and feature size in the facial attractiveness of women", *Acta Psychologica,* 117, 2004, pp. 313-332.

Bauer, P. J., *Remembering the times of our lives: Memory in infancy and beyond,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, 2007.

Becker, G. S., *A treatise on the family,* Harvard UP, Cambridge, 1981.

Becker, G. S., y H. G. Lewis, "Interaction between quantity and quality of children", en

T. W. Schultz (ed.), *Economics of the family: Marriage, children and human capital,* Chicago UP, Chicago, 1973, pp. 81-90.

Beckerman, S., "Mating and marriage, husbands and lovers: Commentary on Gangestad and Simpson (2000)", *Behavioral and Brain Sciences,* 23, 2000, pp. 590-591.

Beckerman, S., R. Lizarralde, C. Ballew *et al.,* "The Barí partible paternity project: Preliminary results", *Current Anthropology,* 39, 1998, pp. 164-167.

Beckerman, S., R. Lizarralde, M. Lizarralde *et al.,* "The Barí partible paternity project: Phase One", en S. Beckerman y P. Valentine (eds.), *Cultures of multiple fathers: The theory and practice of partible paternity in lowland South America,* University Press of Florida, Gainsville, 2002, pp. 27-34.

Beise, J., y E. Voland, "Effect of producing sons on maternal longevity in premodern populations", *Science,* 298, 2002, p. 317.

Beja-Pereira, A., G. Lukiart, P. R. England *et al.,* "Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes", *Nature Genetics,* 35, 2003, pp. 311-313.

Bellis, M. A., y R. R. Baker, "Do females promote sperm competition? Data for humans", *Animal Behaviour,* 40, 1990, pp. 997-999.

Belsky, J., L. Steinberg, P. Draper, "Childhood experience, interpersonal development, and reproductive strategy: an evolutionary theory of socialization", *Child Development,* 62, 1991, p. 647-670.

Bender, C. E., D. L. Hersing y D. F. Bjorklund, "Evidence of teaching in Atlantic Spotted Dolphing *(Stenella frontalis)* by mother dolphins foraging in the presence of their calves", *Animal Cognition,* 12, 2009, pp. 43-53.

Benenson, J., T. Atonellis, B. Cotton, *et al.,* "Sex differences in children's formations of exclusionary alliances under scarce resource conditions", *Animal Behaviour,* 76, 2008, pp. 497-505.

Benson, P. y D. Perrett, "Face to face with the perfect image", *New Scientist,* 1809, 1992, pp. 32-35.

Bentley, G., "Aping our ancestors: Comparative aspects of reproductive ecology", *Evolutionary Anthropology,* 7, 1999, pp. 175-185.

Berenstein, E., J. R. Kendal y M. W. Feldman, "Cultural niche construction in a meta-population", *Theoretical Population Biology,* 70, 2006, pp. 92-104.

Bering, J. M., y D. F. Bjorklund, "The serpent's gift: Evolutionary psychology and consciousness", en P. D. Zelazo, M. Moscovitch y E. Thompson (eds.), *Cambridge handbook of consciousness,* Cambridge University Press, Nueva York, 2007, pp. 595-627.

Bering, J. M., D. F. Bjorklund y P. Ragan, "Deferred imitation of object-related actions in human-reared, juvenile great apes", *Developmental Psychobiology,* 36, 2000, pp. 218-232.

Bering, J. M., y D. J. Povinelli, "Comparing cognitive development", en D. Maestripieri (ed.), *Primate psychology,* Harvard University Press, Cambridge, 2003, pp. 205-233.

Berry, J., y R. Annis, "Ecology, culture and psychological differentiation", *International Journal of Psychology,* 9, 1974, pp. 173-193.

Berry, D. S., y L. Z. McArthur, "Some components and consequences of a baby face", *Journal of Personality and Social Psychology,* 48, 1985, pp. 312-323.

Bersaglieri, T., P. C. Sabeti, N. Patterson *et al.,* "Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene", *American Journal of Human Genetics,* 74, 2004, pp. 1111-1120.

Bickerton, D., *Language and species,* University of Chicago Press, Chicago, 1990.

Bigaard, J., K. Frederiksen, A. Tjonneland *et al.,* "Waist and hip circumferences and all-cause mortality: Usefulness of the waist-to-hip ratio?", *International Journal of Obesity,* 28, 2004, pp. 741-747.

Bird, R. J. B., E. A. Smith y D. W. Bird, "The hunting handicap: Costly signaling in human foraging strategies", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 2001, 50, pp. 9-19.

Biro, D., N. Inoue-Nakamura, R. Tonooka *et al.,* "Cultural innovation and transmission of tool use in wild chimpanzees: Evidence from field experiments", *Animal Cognition,* 6, 2003, pp. 213-223.

Bjorklund, D. F., "Mother knows best: Epigenetic inheritance, maternal effects, and the evolution of human intelligence", *Developmental Review,* 26, 2006, pp. 213-242.

Bjorklund, D. F., y J. M. Bering, "A note on the development of deferred imitation in enculturated juvenile chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Developmental Review,* 23, 2003, pp. 389-412.

Bjorklund, D. F., K. Causey y V. Periss, "The evolution and development of human social cognition", en P. Kappeler y J. Silk (eds.), *Mind the gap: Tracing the origin of human universals,* Berlín, Springer Verlag, 2009.

Bjorklund, D. F., C. Cormier y J. S. Rosenberg, "The evolution of theory of mind: Big brains, social complexity, and inhibition", en W. Schneider, R. Schumann-Hengsteler y B. Sodian (eds.), *Young children's cognitive development: Interrelationships among executive functioning, working memory, verbal ability and theory of mind,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, 2005, pp. 147-174.

Bjorklund, D. F., F. Grotuss y A. Csinady, "Maternal effects, social cognitive development, and the evolution of human intelligence", en D. Maestripieri y J. Mateo (eds.), *Maternal effects in mammals,* Chicago University Press, Chicago, 2009.

Bjorklund, D. F., y K. K. Harnishfeger, "The role of inhibition mechanisms in the evolution of human social cognition and behavior", en F. F. Dempster y C. J. Brainerd (eds.), *New perspectives on interference and inhibition in cognition,* Academic Press, Nueva York, 1995, pp. 141-173.

Bjorklund, D. F., y K. Kipp, "Social cognition, inhibition, and theory of mind: The evolution of human intelligence", en R. J. Strenberg y J. C. Kaufman (eds.), *The evolution of intelligence,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, 2002, pp. 27-53.

Bjorklund, D. F., J. Lunger, J. M. Bering y P. Ragan, "The generalization of deferred imitation in enculturated chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Animal Cognition,* 5, 2002, pp. 49-58.

Bjorklund, D. F., y A. D. Pellegrini, "Child development ad evolutionary psychology", *Child Development,* 71, 2000, pp. 1687-1708.

Bjorklund, D. F., y J. S. Rosenberg, "The role of developmental plasticity in the evolution of human cognition", en B. J. Ellis y D. F. Bjorklund (eds.), *Origins of the social mind: Evolutionary psychology and child development,* Guilford, Nueva York, 2005, pp. 45-75.

Björntorp, P., "Fat cell distribution and metabolism", en J. Wurtman y J. J. Wurtman (eds.), *Human Obesity,* New York Academy of Sciences, Nueva York, 1987, pp. 66-72.

———, "Adipose tissue distribution and function", *International Journal of Obesity,* 15, 1991, pp. 67-81.

———, "Body fat distribution, insulin resistance and metabolic disease", *Nutrition,* 13, 1997, pp. 795-803.

Blake, J., *Family size and achievement,* University of California, Los Ángeles, 1989.

Blake, R. y M. Shiffrar, "Perception of human motion", *Annual Review of Psychology,* 58, 2006, pp. 47-73.

Blakemore, S. J., T. Tavassoli, S. Calò *et al.,* "Tactile sensitivity in Asperger syndrome", *Brain and Cognition,* 61, 2006, pp. 5-13.

Blurton Jones, N., "Bushman birth spacing: A test of optimal interbirth intervals", *Ethology and Sociobiology,* 7, 1986, pp. 91-105.

Blurton Jones, N., K. Hawkes y J. O'Connell, "Hadza grandmothers as helpers: Residence data", en E. Voland, A. Chasiotis y W. Schiefenhoevel (eds.), *Grandmotherhood: The evolutionary significance of the second half of female life,* Rutgers University Press, New Brunswick, 2005, pp. 160-176.

Blurton Jones, N. G., F. Marlowe, K. Hawkes y J. F. O'Connell, "Paternal investment and hunter-gatherer divorce rates", en L. Cronk, N. Changon y W. Irons (eds.), *Adaptation and human behaviour: An anthropological perspective,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 2000.

Boakes, R., *From Darwin to behaviorism: Psychology and the minds of animals,* Cambridge University Press, Cambridge, 1984.

Boas, F., *Primitive art,* Dover Publications, Nueva York, 1955.

Bochet, O., y L. Putterman, "Not just babble: Opening the black cox of communication in a voluntary contribution experiment", *European Economic Review,* 53, 2009, pp. 309-326.

Bock, J., "Evolutionary approaches to population: Implications for research and policy", *Population and Development Review,* 21, 1999, pp. 193-222.

———, "Evolutionary demography and intrahousehold time allocation: School attendance and child labor among the Okavango Delta Peoples of Botswana", *American Journal of Human Biology,* 14, 2002, pp. 206-221.

Bock, J., y S. Johnson, "Grandmothers' productivity and the HIV/AIDS pandemic in sub-Saharian Africa", *Journal of Cross-cultural Gerontology,* 23, 2008, pp. 131-145.

Boesch, C., y M. Tomasello, "Chimpanzee and human cultures", *Current Anthropology,* 39, 1998, p. 598.

Bogaert, A. F., "Biological versus nonbiological older brothers and men's sexual orientation", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 103, 2006, pp. 10771-10774.

Bogin, B., "Evolutionary hypothesis for human childhood", *American Journal of Physical Anthropology,* 104, 1997, pp. 63-89.

———, "Evolutionary hypotheses for human childhood", *Yearbook of Physical Anthropology,* 40, 1997, pp. 63-89.

———, *The growth of humanity,* John Wiley & Sons, Ltd., Nueva York, 2001.

———, "The human pattern of growth and development in paleontological perspective", en J. L. Thompson, G. E. Krovitz y A. J. Nelson, *Patterns of growth and development in the genus Homo,* Cambridge University Press, Cambridge, 2003, pp. 15-44.

Bonanno, G., A. Holen, D. Keltner y M. J. Horowitz, "When avoiding unpleasant emotions might not be such a bad thing: Verbal-autonomic response dissociation and midlife conjugal bereavement", *Journal of Personality and Social Psychology,* 69, 1990, pp. 975-989.

Bongaarts, J., y S. C. Watkins, "Social interactions and contemporary fertility transactions", *Population and Development Review,* 22, 1996, pp. 639-682.

Bonnel, A., L. Mottron, I. Peretz *et al.,* "Enhanced pitch sensitivity in individuals with autism: A signal detection analysis", *Journal of Cognitive Neuroscience,* 15, 2003, pp. 226-235.

Boone, J. L., y K. L. Kessler, "More status or more children? Social status, fertility reduction, and long-term fitness", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 257-277.

Booth, A., y J. M. Dabbs, "Testosterone and men's marriages", *Social Forces,* 72, 1993, pp. 463-477.

Boothroyd, L. G., B. C. Jones, D. M. Burt y D. I. Perrett, "Partner characteristics associated with masculinity, health and maturity in faces", *Personality and Individual Differences,* 43, 2007, pp. 1161-1173.

Borgerhoff Mulder, M., "On cultural and reproductive success: Kipsigis evidence", *American Anthropologist,* 88, 1987, pp. 617-634.

———, "Kipsigis bridewealth payments", en L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder y P. Turke (eds.), *Human reproductive behavior,* Cambridge University Press, Nueva York, 1988, pp. 65-82.

———, "Brothers and sisters: How sibling interactions affect optimal parental allocations", *Human Nature,* 9, 1998, pp. 119-161.

———, "The demographic transition: Are we any closer to an evolutionary explanation?", *Trends in Ecology and Evolution,* 13, 1998a, pp. 266-270.

———, "Kipsigis women's preferences for wealthy men: Evidence for female choice in mammals", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 27, 1990, pp. 255-264.

———, "Optimizing offspring: The quantity-quality tradeoff in agropastoral Kipsigis", *Evolution and Human Behaviour,* 21, 2000, pp. 391-410.

Bouchard, T., y J. Loehlin, "Genes, evolution, and personality", *Behavior Genetics,* 31, 2001, pp. 243-273.

Boudreau, J., W. R. Boswell y T. A. Judge, "Effects of personality on executive career success in the United States and Europe", *Journal of Vocational Behaviour,* 58, 2001, pp. 53-81.

Bowlby, J., *Attachment and loss,* vol. 1: *Attachment,* Hogarth Press, Londres, 1969.

Bowles, S., J. Choi y A. Hopfensitz, "The co-evolution of individual behaviours and social institutions", *Journal of Theoretical Biology,* 223, 2003, pp. 135-147.

———, "The evolution of strong reciprocity: Cooperation in heterogeneous populations", *Theoretical Population Biology,* 65, 2004, pp. 17-28.

Bowles, S., y H. Gintis, "Origins of human cooperation", en P. Hammerstein (ed.), *Genetic and cultural revolution of cooperation,* MIT Press, Cambridge, 2003, pp. 429-443.

Boyce, M. S., y C. M. Perrins, "Optimizing great tit clutch size in a fluctuating evironment", *Ecology,* 68, 1987, pp. 142-153.

Boyd, R., H. Gintis, S. Bowles y P. J. Richerson, "The evolution of altruistic punishment", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 100, 2003, pp. 3531-3535.

Boyd, R., y P. J. Richerson, *Culture and the evolutionary process,* University of Chicago Press, Chicago, 1985.

———, "The evolution of reciprocity in sizable groups", *Journal of Theorical Biology,* 132, 1988, pp. 337-356.

———, "Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups", *Ethology and Sociobiology,* 13, 1992, pp. 171-195.

———, "Why does culture increase human adaptability?", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995, pp. 125-143.

Boyd, R., y J. B. Silk, *How humans evolved,* 5ª ed., Norton, Nueva York, 2009.

Boyer, P., "Evolutionary economics of mental time travel?", *Trends in Cognitive Sciences,* 12, 2008, pp. 219-234.

Boysen, S., y G. Bernston, "Responses to quantity: Perceptual versus cognitive mechanisms in chimpanzees *(Pan Troglodytes)*", *Journal of Experimental Psychology,* 21, 1995, pp. 82-86.

Braitenberg, V., *Vehicles: Experiments in synthetic psychology,* MIT Press, Cambridge, 1984.

Brand, C., *The g factor: General intelligence and its implications,* John Wiley & Sons, Ltd., Chichester, 1996.

Brase, G. L., y G. Walker, "Male sexual strategies modify ratings of female models with specific waist-to-hip ratios", *Human Nature,* 15, 2004, pp. 209-224.

Bräuer, J., J. Call y M. Tomasello, "All great ape species follow gaze to distant locations and ground barriers", *Journal of Comparative Psychology,* 119, 2005, pp. 145-154.

Braveman, P. A., C. Cubbin, E. Susan *et al.,* "Socioeconomic status in health research: One size does not fit all", *Journal of the American Medical Association,* 294, 2005, pp. 2879-2888.

Brennan, P., R. Prum, K. McCracken *et al.,* "Coevolution of male and female genital morphology in waterfowl", *PLoS One,* 2, e418, doi: 10.1371/journal.pone.0000418, 2007.

Bressler, E., y S. Balshine, "The influence of humor on desirability", E*volution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 29-39.

Bribiescas, R., "Reproductive ecology and life history of the human male", *Yearbook of Physical Anthropology,* 44, 2001, pp. 148-176.

Bribiescas, R. G., "Reproductive ecology and life history of the human male", *American Journal of Physical Anthropology,* 116, 2001, pp. 148-176.

Brody, N., *Intelligence,* Academic Press, Nueva York, 1992, p. 310.

Brooks, R., "The importance of eyes: How infants interpret adult looking behavior", *Developmental Psychology,* 38, 2002, pp. 958-966.

———, y A. Meltzoff, "The development of gaze and its relation to language", *Developmental Science,* 8, 2005, pp. 535-543.

Brooks-Gunn, J., y M. Lewis, "Maternal responsivity in interactions with handicapped infants", *Child Development,* 55, 1984, pp. 872-893.

Brown, D. E., *Human universals,* McGraw Hill, Nueva York, 1991.

Brown, G. R., "Sex-biased investment in nonhuman primates: Can Trivers and Willard's theory be tested?", *Animan Behaviour,* 61, 2001, pp. 683-694.

Brown, G. R., T. E. Dickins, R. Sear y K. N. Laland, "Evolutionary accounts of human behaviour diversity", *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B,* en producción.

Brown, G. R., K. N. Laland y M. Borgerhoff-Mulder, "Bateman's principles and human sex roles", *Trend in Ecology and Evolution,* 24, 2009, pp. 297-304.

Brown, J. L., "Cooperation: A biologist's dilemma", *Advances in the Study of Behavior,* 13, 1983, pp. 1-37.

Brown, M. J., y M. W. Feldman, "Sociocultural epistasis and cultural exaptation in foot-binding, marriage form, and religious practices in early 20th-century Taiwan", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 106, 2009, pp. 22139-22144.

Brownmiller, S., *Against our will: Men, women and rape, Simon y Schuster,* Nueva York, 1975.

Bshary, R., y A. S. Grutter, "Asymmetric cheating opportunities and partner control in a cleaner fish mutualism", *Animal Behavior,* 63, 2002, pp. 547-555.

Bshary, R., y D. Schäffer, "Choosy reef fish select cleaner fish that provide high-quality service", *Animal Behavior,* 63, 2002, pp. 557-564.

Bshary, R., L. Salwiczek y W. Wickler, "Social cognition in non primates", en R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett (eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 83-101.

Buller, D. J., *Adapting minds: Evolutionary psychology and the persistent quest for human nature,* MIT Press, Cambridge, 2005.

Burger, J., M. Kirchner, B. Bramanti *et al.,* "Absence of the lactase-persistence-associated allele in early Neolithic Europeans", *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 3736-3741.

Burley, N., "Parental investment, mate choice, and mate quality", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 74, 1977, pp. 3476-3479.

Burnham, T. C., J. F. Chapman, P. B. Gray *et al.,* "Men committed, romantic relationships have lower testosterone", *Hormones and Behavior,* 44, 2003, pp. 119-122.

Burnham, T., y D. D. P. Johnson, "The evolutionary and biological logic of human cooperation", *Analyse and Kritik,* 27, 2005, pp. 113-135.

Burt, A., y R. Trivers, "Genes in conflict: The biology of selfish genetic elements", *Belknap Press,* Cambridge, 2006.

Buss, D., "Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures", *Behavioural and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 1-49.

———, *The evolution of desire,* Basic Books, Nueva York, 1994.

———, "Social adaptation and five major factors of personality", en J. Wiggins (ed.), *The five-factor model of personality,* Guilford, Nueva York, 1996, pp. 180-207.

———, *Evolutionary psychology: The new science of the mind,* Allyn & Bacon, Boston, 1999.

Buss, D. M. (ed.), "Human mate selection", *American Scientist,* 73, 1985, pp. 47-51.

———, "Sex differences in human mate selection criteria: An evolutionary perspective", en C. Crawford, M. Smith y D. Krebs (eds.), *Sociobiology and psychology: Issues, goals and findings,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, 1987, pp. 335-354.

———, "The evolution of human intersexual competition: Tactics of male attraction", *Journal of Personality and Social Psychology,* 54, 1988, pp. 616-628.

———, "Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypothesis tested in 37 countries", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 1-49.

———, "Evolutionary personality and psychology", *Annual Review of Psychology,* 42, 1991, pp. 459-491.

———, "Evolutionary psychology: A new paradigm for psychological science", *Psychological Inquiry,* 6, 1995, pp. 1-30.

———, *Evolutionary psychology: The new science of mind,* 3ª ed., Allyn & Bacon, Boston, 2008.

———, *The evolution of desire,* Basic Books, Londres, 1994.

———, *Evolutionary psychology: The new science of the mind,* Pearson, Upper Saddle River, 2004.

———, *The evolutionary psychology handbook,* John Wiley & Sons, Ltd., Hoboken, 2005.

Buss, D. M., M. Abbott, A. Angleitner *et al.,* "International preferences in selecting mates: A study of 37 cultures", *Journal of Cross-Cultural Psychology,* 21, 1990, pp. 5-47.

Buss, D. M., y H. Greiling, "Adaptive individual differences", *Journal of Personality,* 67, 1999, pp. 209-243.

Buss, D. M., y D. P. Schmitt, "Sexual strategies theory: An evolutionary perspective on human mating", *Psychological Review,* 100, 1993, pp. 204-232.

Buston, P. M., y S. T. Emlen, "Cognitive processes underlying mate choice: The relationship between self perception and mate preference in Western society", *Proceedings of the National Academy of Science of the USA,* 110, 2003, pp. 8805-8810.

Buttelmann, D., M. Carpenter, J. Call, M. Tomasello, "Enculturated chimpanzees imitate rationally", *Developmental Science,* 10, 2007, pp. F31-F38.

Buunk, B., P. Dijkstra, D. Kenrick y A. Warntjes, "Age preferences for mates as related to gender, own age and involvement level", *Evolution and Human Behavior,* 22, 2001, pp. 241-250.

Byrne, W. R., y A. Whiten (eds.), *Machiavellian intelligence,* Oxford University Press, Oxford, 1988.

Byrne, W. R., y J. M. E. Byrne, "Complex leaf gathering skills of mountain gorillas *(Gorilla g. beringei)*: Variability and standardization", *American Journal of Primatology,* 31, 1993, pp. 241-261.

C. elegans Sequencing Consortium, "Genome sequence of the Nematode *C. Elegans:* A plataform for investigating biology", *Science*, 282, 1998, pp. 2012-2018.

Call, J., M. Carpenter y M. Tomasello, "Copying results and copying actions in the process of social learning: Chimpanzees *(Pan troglodytes)* and human children *(Homo sapiens)*", *Animal Cognition*, 8, 2005, pp. 151-163.

Call, J., y M. Tomasello (eds.), "The effects of human on the cognitive development of apes", en A. E. Russon, K. A. Bard y S. T. Parker (eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes*, Cambridge University Press, Nueva York, 1996, pp. 371-403.

———, "A nonverbal false belief task: The performance of children and great apes", *Child Development*, 70, 1999, pp. 381-395.

——— , *The gestural communication of apes and monkeys*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, 2004.

———, "Does the chimpanzee have a theory of mind? 30 years later", *Trends in Cognitive Science*, 12, 2008, pp. 187-192.

Calogero, R. M., M. Boroughs y J. K. Thompson, "The impact of Western beauty ideals on the lives of women: A sociocultural perspective", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 259-298.

Calvin, W. H., y D. Bickerton, *Lingua ex machina,* MIT Press, Cambridge, 2000.

Cameron, E. Z., y F. Dalerum, "A Trivers-Willard effect in contemporary humans: Male-based rations among billionares", *PLoS One*, 4, 2009, p. e4195.

Campbell, A., "Female competition: Causes, constrains, content, and contexts", *Journal of Sex Research*, 41, 2004, pp. 16-26.

Cárdenas, R. A., y L. J. Harris, "Symmetrical decorations enhance the attractiveness of faces and abstract designs", *Evolution and Human Behavior*, 27, 2006, pp. 1-18.

Carey, B., "In a novel theory of mental disorders, parents' genes are in competition", *The New York Times*, D4 & 10, 11 de noviembre de 2008.

Caro, T. M., y M. D. Hauser, "Is there teaching in nonhuman animals?", *Quarterly Review of Biology*, 67, 1992, pp. 151-174.

Carranza, J., "Defining sexual selection as a sex-dependent selection", *Animal Behaviour*, 77, 2009, pp. 749-751.

Carrithers, M. B., "Why anthropologists should study rhetoric", *Journal of the Royal Anthropological Institute*, 11, 2005, pp. 577-583.

Cash, T. F., y D. Soloway, "Self-disclosure and correlates and physical attractiveness: An exploratory study", *Psychological Reports*, 36, 1975, pp. 579-586.

Cash, T. F., J. A. Kerr, J. Polyson y V. Freeman, "Role of physical attractiveness in peer attribution of psychological disturbance", *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, 45, 1977, pp. 987-993.

Catchpole, C. K., y P. J. B. Slater, *Bird song: Biological themes and variations*, Cambridge University Press, Cambridge, 1995.

Cater, S., y L. Coleman, *'Planned teenage pregnancy': Perspective of young parents from disadvantaged backgrounds*, Joseph Rowntree Foundation y Policy Press, Bristol, 2006.

Cattell, R. B., "Theory of fluid and crystallized intelligence: A critical experiment", *Journal of Educational Psychology*, 54, 1963, pp. 1-22.

Cavalli-Sforza, L. L., y M. W. Feldman, *Cultural transmission and evolution: A quantitative approach*, Princeton University Press, Princeton, 1981.

Chagnon, N. A., "Mate competition, favoring close kin, and village fissoning among the Yanomamö Indians", en N. A. Chagnon y W. Irons (eds.), *Evolutionary biology and human social behavior*, Duxbury Press, North Scituate, 1979, pp. 86-132.

Champagne, F. A., "Epigenetic mechanisms and the transgeneretional effects of maternal care", *Frontiers in Neuroendocrinology*, 29, 2008, pp. 386-397.

Champagne, F. A., y J. P. Curley, "Epigenetic mechanisms mediating the long-term effects of maternal care on development", *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 33, 2009, pp. 593-600.

Chan, J. L., y C. S. Mantzoros, "Role of leptin in energy deprivation states: Normal human physiology and clinical implications for hypothalamic amenorrhea and anorexia nervosa", *Lancet*, 366, 2005, pp. 74-86.

Chapais, B., *Primeval Kinship: How pair bonding gave birth to human society*, Harvard University Press, Cambridge, 2008.

Chapman, L. J., J. P. Chapman, T. R. Kwapil *et al.*, "Putatively psychosis prone subjects ten years later", *Journal of Abnormal Psychology*, 103, 1994, pp. 171-183.

Charnov, E. L., *Life history invariants,* Oxford UP, Oxford, 1993.

Charnov, E., "Optimal foraging: The marginal value theorem", *Theoretical Population Biology*, 9, 1976, pp. 139-146.

Chiappe, D., y K. MacDonald, "The evolution of domain-general mechanisms in intelligence and learning", *Journal of General Psychology*, 132, 2005, pp. 5-40.

Chimpanzee Sequencing and Analysis Consortium, "Initial sequence of the chimpanzee genome and comparison with human genome", *Nature*, 427, 2005, pp. 69-88.

Chisholm, J., "Death, hope and sex: Life history theory and the development of reproductive strategies", *Current Anthropology*, 34, 1993, pp. 1-24.

Chisholm, J., J. Quinlivan, R. Peterson y D. Coall, "Early stress predicts age at menarche and first birth, adult attachment and expected lifespan", *Human Nature*, 16, 2005, pp. 233-265.

Chisholm, J. S., "Attachment and time preference: Relations between early stress and se-

xual behaviour in a sample of American university women", *Human Nature*, 10, 1999, pp. 51-83.

Chomsky, N., *Aspects of theory of syntax*, MIT Press, Cambridge, 1965.

———, *Rules and representations*, Basil Blackwell, Londres, 1980.

Cinyabuguma, M., T. Page y L. Putterman, "Cooperation under the threat of expulsion in a public goods experiment", *Journal of Public Economics*, 89, 2005, pp. 1421-1435.

Claidiere, N. y D. Sperber, "The role of attraction in cultural evolution", *Journal of Cognition and Culture*, 7, 2007, pp. 89-111.

Claridge, G., y C. Davis, "What's the use of neuroticism?", *Personality and Individual Differences*, 31, 2001, pp. 383-400.

Claridge, G., "Schizophrenia and human individuality", en C. Blackemore y S. Greenfield (eds.), *Mindwaves: Thoughts on intelligence, identity, and consciousness*, Blackwell, Oxford, 1987.

Claridge, G., R. Pryor y G. Watkins, *Sounds from the bell jar: Ten psychotic authors*, Macmillan Press, Londres, 1990, p. 221.

Clark, A. B., "Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate", *Science*, 201, 1978, pp. 163-165.

Clark, G., y N. Cummins, "Urbanization, mortality, and fertility in Malthusian England", *American Economic Review*, 99, 2009, pp. 242-247.

Clastres, P., "The Guayaki", en M. Biccheri (ed.), *Hunters and gatherers today*, Holt, Rinehart and Winston, Nueva York, 1972, pp. 138-174.

Clayton, N. S., y A. Dickinson, "Episodic-like memory during cache recovery by scrub-jays", *Nature*, 395, 1998, pp. 272-274.

Clayton, N. S., J. M. Dally y N. J. Emery, "Social cognition by food-catching corvids: The western scrub-jay as a natural psychologist", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 2007, pp. 507-522.

Clayton, N. S., T. J. Bussey y A. Dickinson, "Can animals recall the past and plan for the future?", *Nature Reviews Neuroscience*, 4, 2003, pp. 685-691.

Clements, W. A., y J. Perner, "Implicit understanding of belief", *Cognitive Development*, 9, 1994, pp. 377-395.

Clérambault, G. G. de, "Les psychoses passionelles", en J. Fretet (ed.), *Œuvre Psychiatrique*, vol. 1, Presses Universitaires de France, París, 1942, pp. 323-433.

Clutton-Brock, T., "Sexual selection in males and females", *Science*, 318, 2008, pp. 1882-1885.

Clutton-Brock, T. H., *The evolution of parental care*, Princeton University Press, Princeton, 1991.

———, "Sexual selection in females", *Animal Behaviour*, 77, 2009, pp. 3-11.

Clutton-Brock, T., y G. A. Parker, "Potential reproductive rates and the operation of sexual selection", *Quarterly Review of Biology*, 67, 1992, pp. 437-456.

Coale, A., y R. Treadway, "A summary of the changing distribution of overall fertility,

marital fertility, and the proportion married in the provinces of Europe", en A. Coale y S. C. Watkins (eds.), *The decline of fertility in Europe*, Princeton University Press, Princeton, 1986, pp. 31-181.

Coale, A., y S. Watkins, *The decline of fertility in Europe*, Princeton University Press, Princeton, 1986.

Coall, D. A., R. Meier, M. Hertwig *et al.*, "Grandparental investment: Influence of reproductive timing and family size", *American Journal of Human Biology*, 21, 2009, pp. 455-463.

Cockburn, A., "Prevalence of different models of parental care in birds", *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2006, pp. 1375-1383.

Cody, M. L., "A general theory of clutch size", *Evolution*, 20, 1966, pp. 174-184.

Cohen, J., *Reproduction*, Butterworths, Londres, 1977.

Connor, R. C., "Partner preferences in by-product mutualisms and the case of predator inspection in fish", *Animal Behavior*, 51, 1996, pp. 451-455.

Constantino, J. N., y R. D. Todd, "Intergenerational transmission of subthreshold autistic traits in the general population", *Biological Psychiatry*, 57, 2005, pp. 655-660.

Conway, C. A., B. C. Jones, L. M. DeBruine *et al.*, "Integrating physical and social cues when forming face preferences: Differences among low and high anxiety individuals", *Social Neuroscience*, 1, 2008, pp. 89-95.

Cook, E. H. J., V. Lindgren, B. L. Leventhal *et al.*, "Autism or atypical autism in maternally but not paternally derived proximal 15q duplication", *American Journal of Human Genetics*, 60, 1997, pp. 928-934.

Coolen, I., Y. Bergen, R. Day y K. Laland, "Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks", *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 2003, pp. 1413-1419.

Cooney, T. M., y P. Uhlenberg, "Support from parents over the life course: The adult child's perspective", *Social Forces*, 71, 1992, pp. 63-84.

Cornelissen, P. L., M. J. Tovée y M. Bateson, "Patterns of subcutaneous fat deposition and the relationship between body mass index and waist-to-hip ratio: Implications for models of physical attractiveness", *Journal of Theoretical Biology*, 256, 2008, pp. 343-350.

Cosmides, L., "The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task", *Cognition*, 31, 1989, pp. 187-276.

Cosmides, L., y J. Tooby, "From evolution to behaviour: Evolutionary psychology as the missing link", en J. Dupré (ed.), *The latest on the best: Essays on evolution and optimality*, MIT Press, Cambridge, 1987, pp. 277-306.

———, "Cognitive adaptations for social exchange", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, Oxford University Press, Oxford, 1992, pp. 163-228.

———, "Cognitive adaptations for social exchange", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby, *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, Oxford University Press, Oxford, 1992, pp. 163-228.

———, "Origins of domain specificity: The evolution of functional organization", en

L. A. Hirschfeld y S. A. Gelman (eds.), *Mapping the mind: Domain specificity in cognition and culture*, Cambridge University Press, Cambridge, 1994.

Cosmides, L., y J. Tooby, "From function to structure: The role of evolutionary biology and computational theories in cognitive neuroscience", en M. Gazzaniga (ed.), *The cognitive neurosciences*, MIT Press, Cambridge, 1995, pp. 1199-1210.

———, "Neurocognitive adaptations designed for social exchange", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology*, John Wiley & Sons, Ltd., Hoboken, 2005, pp. 584-627.

Costa, P., y R. McCrae, *Revisited NEO Personality and NEO Five Factor Inventory Professional Model*, Psychological Assessment Resource, Odessa, 1992.

Cote, I. M., "Evolution and ecology of cleaning symbioses in the sea", *Oceanographic and Marine Biology*, 38, 2000, pp. 311-355.

Cowan, N., *Attention and memory: An integrated framework*, Oxford University Press, Oxford, 1999.

Cowan, N., y T. Alloway, "Development of working memory in childhood", en M. L. Courage y N. Cowan (eds.), *The development of memory in infancy and childhood*, Psychology Press, Nueva York, 2009, pp. 304-342.

Coward, F., y C. Gamble, "Big brains, small worlds: Material culture and the evolution of the mind", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 2008, pp. 1969-1979.

Crawford, C. B., "The future of sociobiology: Counting babies or studying proximate mechanism?", *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 1993, pp. 183-186.

Crespi, B., "The dawn of Darwinian psychopharmacology", *The Evolution and Medicine Review*, http://evmedreview.com/, 2009a.

———, "Saving the autistic mouse – with schizophrenia", *The Evolution and Medicine Review*, http://evmedreview.com/, 2009b.

———, "Blaming your mother's genes", *The Evolution and Medicine Review*, http://evmedreview.com/, 2009c.

Crespi, B., y C. Badcock, "Psychosis and autism as diametrical disorders of the social brain", *Behavioral and Brain Sciences*, 31, 2008, pp. 241-320.

Crespi, B. J., K. Summers y S. Dorus, "Genomic sister-disorders of neurodevelopment: An evolutionary approach", *Evolutionary Applications*, 2, 2009, pp. 81-100.

Crespi, B., K. Summers y S. Dorus, "Adaptive evolution of genes underlying schizophrenia", *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2007, pp. 2801-2810.

Crews, D., "Epigenetics and its implications for behavioural neuroendrocrinology", *Frontiers in Neuroendrocrinology*, 29, 2008, pp. 344-357.

Crick, F. H. C., "Central dogma of molecular biology", *Nature*, 227, 1970, pp. 561-563.

Cronk, L., "Low socioeconomic status and female-biased parental investment: The Mukogodo example", *American Anthropologist*, 91, 1989, pp. 414-429.

———, "Wealth, status and reproductive success among the Mukogodo", *American Anthropologist*, 93, 1991, pp. 345-360.

Cronk, L., "Boy or girl: Gender preferences from a Darwinian point of view", *Reproductive Biomedicine Online*, 15, 2007, pp. 23-32.

Cronk, L., N. Changon y W. Irons (eds.), *Adaptation and human behavior: An anthropological perspective*, Aldine the Gruyter, Nueva York, 2000.

Csibra, G., y G. Gergely, "Social learning and social cognition: The case for pedagogy", en Y. Munakata y M. H. Johnson (eds.), *Processes of change in brain and cognitive development: Attention and performance*, XXI, Oxford University Press, Oxford, 2006, pp. 249-274.

Cunningham, E., y T. Brickhead, "Sex roles and sexual selection", *Animal Behaviour*, 56, 1998, pp. 1311-1321.

Cunningham, M. R., "Measuring the physical in physical attractiveness: Quasi-experiments on the socio-biology of female facial beauty", *Journal of Personality and Social Psychology*, 59, 1986, pp. 925-935.

Cunningham, M. R., A. P. Barbee y C. L. Pike, "What do women want? Facialmetric assessment of multiple motives in the perception of male facial physical attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology*, 59, 1990, pp. 61-72.

Cunningham, M. R., A. R. Roberts, A. P. Barbee *et al.*, "'Their ideas of beauty are, on the whole, the same as ours': consistency and variability in the crosscultural perception of female attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology*, 68, 1995, pp. 261-279.

Custance, D. M., A. Whiten y T. Fredman, "Social learning of artificial fruit processing in capuchin monkeys *(Cebus apella)*", *Journal of Computational Psychology*, 113, 1999, pp. 13-23.

Cutting, J., y D. Murphy, "Schizophrenic thought disorder: A psychological and organic interpretation", *British Journal of Psychiatry*, 152, 1988, pp. 310-319.

Dabbs, J. M., y R. Morris, "Testosterone, social class and anti-social behaviour in a sample of 4 462 men", *Psychological Science*, 1, 1990, pp. 209-211.

Daly, M., y M. Wilson, "Discriminative parental solicitude: A biological perspective", *Journal of Marriage and Family*, 42, 1980, pp. 277-288.

———, "A sociobiological analysis of human infanticide", en G. Hausfater y S. B. Hrdy (eds.), *Infanticide: Comparative and evolutionary perspectives*, Aldine de Gruyter, Nueva York, 1984, pp. 487-502.

Daly, M., y M. I. Wilson, "Human evolutionary psychology and animal behaviour", *Animal Behaviour*, 1999, pp. 509-519.

———, *Homicide*, Aldine de Gruyter, Hawthorne, Nueva York, 1988.

Danel, D., y B. Pawlowski, "Attractiveness of men's faces in relation to women's phase of menstrual cycle", *Collegium Anthropologicum*, 30, pp. 285-289.

Darwin, C., *On the origin of species*, Murray, Londres, 1859.

———, *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, Penguin Books, Londres, 1859/1985.

———, *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*, Mentor, Nueva York, 1859/1958.

Darwin, C., *The descent of man and selection in relation to sex*, Murray, Londres, 1871.
———, *The descent of man,* Princeton University Press, Princeton, 1871 / 1981.
———, *The descent of man*, Prometheus Books, Nueva York, 1871 / 1998.
Das Gupta, M., "Selective discrimination against female children in India", *Population and Development Review*, 13, 1987, pp. 77-101.
Dasser, V., "A social concept in Java monkeys", *Animal Behaviour*, 36, 1988a, pp. 225-230.
———, "Mapping social concepts in monkeys", en R. W. Byrne y A. Whiten (eds.), *Machiavellian intelligence: Social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans*, Clarendon Press, Oxford, 1988b, pp. 85-94.
Davis, J. N., "Birth order, sibship size, and status in modern Canada", *Human Nature*, 8, 1997, pp. 205-230.
Dawkins, R., *The selfish gene*, Oxford University Press, Oxford, 1976.
———, *The extended phenotype: The long reach of the gene*, Oxford University Press, Oxford, 1983.
Dawkins, R., y T. R. Carlisle, "Parental investment, mate desertion and a fallacy", *Nature*, 262, 1976, pp. 131-133.
Dawson, M., I. Soulières, A. G. Morton y L. Mottron, "The level and nature of autistic intelligence", *Psychological Science*, 18, 2007, pp. 657-662.
Day, R., T. Macdonald, C. Brown *et al.*, "Interactions between shoal size and conformity in guppy social foraging", *Animal Behaviour*, 62, 2001, pp. 917-925.
Deacon, T., *The symbolic species: The co-evolution of language and the brain*, W. W. Norton, Londres, 1997.
Deary, I., "Why do intelligent people live longer?", *Nature*, 456, 2008, pp. 175-176.
Deary, I., y G. Matthews, "Personality traits are alive and well", *Psychologist*, 6, 1993, pp. 299-300.
Deaton, A., "Height, health, and development", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 2007, pp. 13232-13237.
DeBruine, L., "Facial resemblance increases the attractiveness of same-sex faces more than other-sex faces", *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 2004, pp. 2085-2090.
DeBruine, L. M., B. C. Jones, L. Unger *et al.*, "Dissociating averageness and attractiveness: Attractive faces are not always average", *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 33, 2007, pp. 1420-1430.
Decuyper, M., S. de Pauw, F. De Fruyt *et al.*, "A meta-analysis of psycopathy-, Antisocial PD- and FFM associations", *European Journal of Personality*, 23, 2009, pp. 531-565.
Dennett, D., "International systems in cognitive ethology: The 'panglossian paradigm' defended", *Behavioral and Brain Sciences*, 6, 1983, pp. 343-390.
Dennet, D. C., *Darwin's dangerous idea: Evolution and the meanings of life*, Allen Lane, Londres, 1995.
Denny, K., "Beauty and intelligence may – or may not – be related", *Intelligence*, 36, 2008, pp. 616-618.

Depew, D. J., y B. H. Weber, *Darwinism evolving: Systems dynamics and the genealogy of natural selection*, MIT Press, Cambridge, 1996.

Der, G., S. Gupta y R. M. Murray, "Is schizophrenia disappearing?", *Lancet*, 335, 1990, pp. 513-516.

Desai, S., "Children at risk: The role of family structure in Latin America and West Africa", *Population and Development Review*, 18, 1992, pp. 689-717.

———, "'When are children from large families disadvantaged?' Evidence from cross-national analyses", *Population Studies*, 49, 1995, pp. 195-210.

Diamond, J., *The third chimpanzee: The evolution and future of the human animal*, Hutchinson Radius, Londres, 1991.

Dickemann, M., "Female infanticide, reproductive strategies and social stratification: A preliminary model", en N. A. Chagnon y W. Irons (eds.), *Evolutionary biology and human social behaviour*, Duxbury Press, North Scituate, 1979, pp. 321-367.

Dickins, T. E., "What can evolutionary psychology tell us about cognitive architecture?", *History and Philosophy of Psychology*, 5, 2003, pp. 1-16.

——— , "Evolutionary health psychology", *Health Psychology Update*, 15, 2006, pp. 4-10.

Dickins, T. E., y B. J. A. Dickins, "Designed calibration: Naturally selected flexibility, not non-genetic inheritance", *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 2007, pp. 368-369.

———, "Mother Nature's tolerant ways: Why non-genetic inheritance has nothing to do with evolution", *New Ideas in Psychology*, 26, 2008, pp. 41-54.

Dickins, T. E., R. Sear y A. J. Wells, "Mind the gap(s)... in theory, method and data: Re-examining Kanazawa (2006)", *British Journal of Health Psychology*, 12, 2007, pp. 167-178.

Dinn, W. M., C. L. Harris, A. Aycicegi *et al.*, "Positive and negative schizotypy in a student sample: Neurocognitive and clinical correlates", *Schizophrenia Research*, 56, 2002, pp. 171-185.

Dion, K. K., "Physical attractiveness and evaluation of children's transgressions", *Journal of Personality and Social Psychology*, 24, 1972, pp. 285-290.

———, "Children's physical attractiveness and sex as determinants of adult punitiveness", *Developmental Psychology*, 10, 1974, pp. 772-790.

Dion, K. K., E. Berscheid y E. Walster, "What is beautiful is good", *Journal of Personality and Social Psychology*, 24, 1972, pp. 285-290.

Dipboye, R. L., H. L. Fromkin y K. Wiback, "Relative importance of applicant sex, attractiveness and scholastic standing in evaluation of job applicant resumes", *Journal of Applied Psychology*, 60, 1975, pp. 39-43.

Donald, M., *Origins of the modern mind*, Harvard University Press, Cambridge, 1991.

Donnellan, M. B., R. D. Conger y C. M. Bryant, "The Big Five and enduring marriages", *Journal of Research in Personality*, 38, 2004, pp. 481-504.

Downey, D. B., "When bigger is not better: Family size, parental resources and children's educational performance", *American Sociological Review*, 60, 1995, pp. 746-761.

Downey, D. B., "Number of siblings and intellectual development: The resource dilution explanation", *American Psychologist*, 56, 2001, pp. 497-504.

Downing, P. E., A. W. Chan, M. V. Peelen *et al.*, "Domain specificity in visual cortex", *Cerebral Cortex*, 16, 2006, pp. 1453-1461.

Downing, P. E., Y. Jiang, M. Shuman y N. Kanwisher, "A cortical area selective for visual processing of the human body", *Science*, 293, 2001, pp. 2470-2473.

Draper, P., y R. Hames, "Birth order, sibling investment, and fertility among Ju/'Hoansi (!Kung)", *Human Nature*, 11, 2000, pp. 116-156.

Dugatkin, L. A., "Tit for tat: By-product mutualism and predator inspection: A reply to Connor", *Animal Behaviour*, 51, 1996, pp. 455-457.

Dugatkin, L., y J. Godin, "Reversal of female mate choice by copying in the guppy", *Proceedings of the Royal Society B*, 249, 1992, pp. 179-184.

Dunbar, R. I. M., "Neocortex size and group size in primates: A test of the hypothesis", *Journal of Human Evolution*, 28, 1995, pp. 287-296.

———, "The social brain: Mind, language and society in evolutionary perspective", *Annual Review of Anthropology*, 32, 2003, pp. 163-181.

———, "The role of cognition in primate brain evolution", en P. Kappeler y J. Silk (eds.), *Mind the gap: Tracing the origin of human universals*, Springer Verlag, Berlín, 2009.

Dunbar, R. I. M., y L. Barrett, "Evolutionary psychology in the round", en R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett (eds.), *The Oxford handbook of evolutionary psychology*, Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 3-10.

Dunbar, R. I. M., y S. Schulz, "Evolution in the social brain", *Science*, 317, 2007, pp. 1344-1347.

Dunbar, R. I. M., A. Clark y N. L. Hurst, "Conflict and cooperation among the Vikings: Contingent behavioral decisions", *Ethology and Sociobiology*, 16, 1995, pp. 233-246.

Duncan, J., "An adaptive coding model of neural function in prefrontal cortex", *Nature Reviews Neuroscience*, 2, 2001, pp. 820-829.

Durham, W. H., *Coevolution: Genes, culture and human diversity*, Stanford University Press, Palo Alto, 1991.

Eagly, E. H., R. D. Ashmore, M. G. Makhijani y L. C. Longo, "What is beautiful is good, but... A meta-analytic review of research on the physical attractiveness stereotype", *Psychological Bulletin*, 110, 1991, pp. 109-128.

Eaton, S. B., S. B. Eaton III y M. J. Konner, "Paleolithic nutrition revisited: A twelve-year retrospective on its nature and implications", *European Journal of Clinical Nutrition*, 51, 1997, pp. 207-216.

Eckblad, M., y L. J. Chapman, "Magical ideation as an indicator or schizotypy", *Journal of Consulting and Clinical Psychology*, 51, 1983, pp. 215-225.

Efferson, C., R. Lalive, P. Richerson *et al.*, "Conformists and mavericks: The empirics of

frequency-dependent cultural transmission", *Evolution and Human Behavior*, 29, 2008, pp. 56-64.

Egan, V., y S. Angus, "Is social dominance a sex specific strategy for infidelity?", *Personality and Individual Differences*, 36, 2004, pp. 575-586.

Eggers, S., M. Griesser, M. Nystrand y J. Ekman, "Predation risk induces changes in nest-site selection and clutch size in the Siberian Jay", *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2006, pp. 701-706.

Ehrhart, K., y C. Keser, *Mobility and cooperation: On the run*, Working Paper 99s-24, CIRANO, Montreal, 1999.

Eijkemans, M. J. C., B. A. Imani, A. G. M. Mulders *et al.*, "High singleton live birth rate following classical ovulation induction in normogonadotrophic anovulatory infertility", *Human Reproduction*, 18, 2003, pp. 2357-2362.

Ellison, P. T., "Human ovarian function and reproductive ecology: New Hypotheses", *American Anthropologist*, 92, 1990, pp. 933-952.

———, "Energetics and reproductive effort", *American Journal of Human Biology*, 15, 2003, pp. 342-351.

Ellison, P. T., y P. B. Gray, *Endocrinology of social relationships*, Harvard University Press, Cambridge, 2009.

Elman, J. L., E. A. Bates, M. H. Johnson *et al.*, *Rethinking innateness: A connectionist perspective on development*, MIT Press, Cambridge, 1996.

Ember, C. R., "Myths about hunter-gatherers", *Ethology*, 17, 1978, pp. 439-448.

Emery, N. J., y N. S. Clayton, "The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes", *Science*, 306, 2004, pp. 1903-1907.

Emlen, S. T., J. M. Emlen y S. A. Levin, "Sex-ratio selection in species with helpers-at-the-nest", *American Naturalist*, 127, 1986, pp. 1-8.

Endler, J. A., *Natural selection in the wild*, Princeton University Press, Princeton, 1986.

Enlow, D. H., *Facial growth*, W.B. Saunders, Filadelfia, 1990.

Enquist, M., y S. Ghirlanda, "Evolution of social learning does not explain the origin of human cumulative culture", *Journal of Theoretical Biology*, 246, 2007, pp. 129-135.

Enquist, M., K. Eriksson y S. Ghirlanda, "Critical points in current theory of conformist social learning", *Journal of Evolutionary Psychology*, 5, 2007, pp. 67-87.

———, "Critical social learning: A solution to Rogers's paradox of nonadaptative culture", *American Anthropologist*, 109, 4, 2007, pp. 727-734.

Enquist, M., S. Ghirlanda, A. Jarrick y C. A. Wachtmeister, "Why does human culture increase exponentially?", *Theoretical Population Biology*, 74, 2008, pp. 46-55.

Eriksson, K., y J. Coultas, "Are people really conformist-biased? An empirical test and a new mathematical model", *Journal of Evolutionary Psychology*, 7, 2009, pp. 5-21.

Ernst, C., y J. Angst, *Birth order: Its influence on personality*, Springer, Berlín, 1983.

Ertan, A., T. Page y L. Putterman, "Who to punish? Individual decisions and majority rule in mitigating the free rider problem", *European Economic Review*, 53, 2009, pp. 495-511.

Euler, H. A., y B. Weitzel, "Discriminative grandparental solicitude as reproductive strategy", *Human Nature*, 7, 1996, pp. 39-60.

Eva, K., y T. Wood, "Are all the taken men good? An indirect examination of mate-choice copying in humans", *Canadian Medical Association Journal*, 175, 2006, pp. 1573-1574.

Evans, J. St. B. T., S. E. Newstead y R. M. J. Byrne, *Human reasoning: The psychology of deduction*, Lawrence Erlbaum Associates, Hove, 1993.

Eysenck, H. J., *Sex and personality*, Open Books, Londres, 1976.

Fan, J. T., "The volume-height index as a body attractiveness index", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and socio-cultural perspectives*, Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 29-45.

Fan, J., F. Liu, J. Wu y W. Dai, "Visual perception of female physical attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 2004, pp. 347-352.

Farah, M. J., "Is face recognition 'special'? Evidence from neuropsychology", *Behavior and Brain Research*, 76, 1996, pp. 181-189.

Farkas, L. G., "Age- and sex-related change in facial proportions", en L. G. Farkas e I. R. Munro (eds.), *Anthropometric proportions in medicine*, Charles C. Thomas, Springfield, 1988, pp. 29-56.

Faurie, C., A. F. Russell y V. Lummaa, "Middleborns disadvantaged? Testing birth-order effects on fitness in pre-industrial Finns", *PLoS One*, 4, 2009, p. e5680.

Fehr, E., "Don't lose your reputation", *Nature*, 432, 2004, pp. 449-450.

Fehr, E., y S. Gächter, "Altruistic punishment in humans", *Nature*, 415, 2002, pp. 137-140.

Fehr, E., y U. Fischbacher, "The nature of human altruism", *Nature*, 425, 2003, pp. 785-791.

Fehr, E., U. Fischbacher y S. Gächter, "Strong reciprocity, human cooperation and the enforcement of social norms", *Human Nature*, 13, 2002, pp. 1-25.

Feingold, A., "Good-looking people are not what we think", *Psychological Bulletin*, 111, 1992, pp. 304-341.

Feldman, M. W., "Dissent with modification: Cultural evolution and social niche construction", en M. J. Brown (ed.), *Explaining culture scientifically*, University of Washington Press, Washington, 2008.

Feldman, M. W., y L. L. Cavalli-Sforza, "On the theory of evolution under genetic and cultural transmission with application to the lactose absorption problem", en M. W. Feldman (ed.), *Mathematical evolutionary theory*, Princeton University Press, Princeton, 1989, pp. 145-173.

Feldman, M. W., y K. N. Laland, "Gene-culture coevolution theory", *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 1996, pp. 453-457.

Ferrario, V. F., C. Sforza, C. E. Poggio y G. Tartaglia, "Facial morphology of television actresses compared with normal women", *Journal of Oral and Maxillofacial Surgery*, 53, 1995, pp. 1008-1014.

Fessler, D. N. T., C. D. Navarrete, W. Hopkins y M. K. Izard, "Examining the terminal investment hypothesis in humans and chimpanzees: Associations among maternal

age, parity, and birth weight", *American Journal of Physical Anthropology*, 127, 2005, pp. 95-104.

Fieder, M., y S. Huber, "The effects of sex and childlessness on the association between status and reproductive output in modern society", *Evolution and Human Behavior*, 28, 2007, pp. 392-398.

Figueredo, A. J., J. A. Sefcek y D. N. Jones, "The ideal romantic partner personality", *Personality and Individual Differences*, 41, 2006, pp. 431-441.

Figueredo, A., J. Sefcek, G. Vasquez *et al.,* "Evolutionary psychology", en D. M. Buss (ed.), *Handbook of evolutionary psychology*, John Wiley & Sons, Ltd., Hoboken, 2005, pp. 851-877.

Fink, B., K. Grammer y P. J. Matts, "Visual skin color distribution plays a role in the perception of age, attractiveness, and health of female faces", *Evolution and Human Behavior*, 27, 2006, pp. 433-442.

Fink, B., K. Grammer y R. Thornhill, "Human (Homo Sapiens) facial attractiveness in relation to skin texture and color", *Journal of Comparative Psychology*, 115, 2001, pp. 92-99.

Fink, B., y P. J. Matts, "The effects of skin colour distribution and topography cues on the perception of female facial age and health", J*ournal of the European Academy of Dermatology and Venerology*, 22, 2008, pp. 493-498.

Fink, B., P. J. Matts, H. Klingenberg *et al.,* "Visual attention to variation in female facial skin colour distribution", *Journal of Cosmetic Dermatology*, 7, 2008, pp. 155-161.

Fink, B., e I. S. Penton-Voak, "Evolutionary psychology of facial attractiveness", *Current Directions in Psychological Science*, 11, 2002, pp. 154-158.

Fisak, B. Jr., S. Tantleff-Dunn y R. D. Peterson, "Personality information: Does it influence attractiveness ratings of various body sizes?", *Body Image*, 4, 2007, pp. 213-217.

Fischbacher, U., S. Gächter y E. Fehr, "Are people conditionally cooperative? Evidence from a public good experiment", *Economic Letters*, 31, pp. 397-404.

Fisher, M., C. Holland, K. Subramaniam y S. Vinogradov, "Neuroplasticity-based cognitive training in schizophrenia: An interim report on the effects 6 months later", *Schizophrenia Bulletin*, en producción.

Fisher, R. A., "The evolution of sexual preferences", *Eugenics Review*, 7, 1915, pp. 184-192.

———, *The genetical theory of natural selection*, Oxford University Press, Oxford, 1930.

Fitzgerald, M., *Autism and creativity,* Brunner-Routlegde, Hove, 2004.

———, *The genesis of artistic creativity: Asperger's Syndrome and the arts*, Jessica Kingsley, Londres, 2005.

Fitzpatrick, S., A. Berglund y G. Rosenqvist, "Ornaments or offspring: Costs to reproductive success restrict sexual selection processes", *Biology Journal of the Linnaean Society, London,* 55, 1995, pp. 251-260.

Flack, J. C., F. B. M. de Waal y D. C. Krakauer, "Social structure robustness y policing cost in a cognitively sophisticated species", *American Naturalist,* 165, 2005, pp. 126-139.

Fleming, A. S., C. Corter, J. Stallings y M. Steiner, "Testosterone and prolactin are associa-

ted with emotional responses to infant cries in new fathers", *Hormones and Behavior*, 42, 2002, pp. 399-413.

Fletcher, J. A., y M. Doebeli, "How altruism evolves: Assortment and synergy", *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 2006, pp. 1389-1393.

Flinn, M. V., "Paternal care in a Caribbean village", en B. S. Hewlett (ed.), *Father-child relations: Cultural and biosocial contexts*, Aldine de Gruyter, Nueva York, 1992, pp. 57-84.

Floyd, B., "Heights and weights of Da-an boys: Did sisters really make a difference?", *Journal of Biosocial Science*, 37, 2005, pp. 287-300.

Flynn, E., C. O'Malley y D. Wood, "A longitudinal, microgenetic study of the emergence of false belief understanding and inhibition skills", *Developmental Science*, 7, 2004, pp. 103-115.

Fodor, J. A., *The modularity of mind*, MIT Press, Cambridge, 1983.

Foley, R., "The adaptive legacy of human evolution: A search for the environment of evolutionary adaptedness", *Evolutionary Anthropology*, 4, 1996, pp. 194-203.

Folley, B. S., y S. Park, "Verbal creativity and schizotypal personality in relation to prefrontal hemispheric laterality: A behavioral and near-infra-red optical imaging study", Schizophrenia Research, 80, 2005, pp. 271-282.

Folsom, A. R., S. A. Kaye, T. A. Sellers *et al.*, "Body fat distribution and 5-year risk of death in older women", *Journal of the American Medical Association*, 269, 1993, pp. 483-487.

Fölstad, I., y A. J. Karter, "Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap", *American Naturalist*, 139, 1993, pp. 603-622.

Forbes, L. S., "The evolutionary biology of spontaneous abortion in humans", *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 1997, pp. 446-450.

Forestell, C. A., T. M. Humphrey y S. H. Stewart, "Involvement of body weight and shape factors in ratings of attractiveness by women: A replication and extension of Tassinary and Hansen (1998)", *Personality and Individual Differences*, 36, 2004, pp. 295-305.

Foster, C., "The limits to low fertility: A biosocial approach", *Population and Development Review*, 26, 2000, pp. 209-234.

Foster, K. R., y F. L. W. Ratnieks, "A new eusocial vertebrate?", *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 2005, pp. 363-364.

Foster, K. R., T. Wenseleers y F. L. W. Rarnieks, "Spite: Hamilton's unproven theory", *Annales Zoologici Fennica*, 38, 2001, pp. 229-238.

Fouts, R., *Next of kin: My conversations with chimpanzees*, William Morrow and Company, Nueva York, 1997.

Fox Keller, E., *The century of the gene*, Harvard University Press, Cambridge, 2000.

Frank, S. A., "Sex allocation theory for birds and mammals", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 1990, pp. 13-55.

Frank, S. A., "Models of parasite virulence", *Quarterly Review of Biology*, 71, 1996, pp. 37-78.

Franke, U., J. A. Kerns y J. Giacalone, "The SNRPN gene Prader-Willi syndrome", en

R. Ohlsson, K. Hall y M. Ritzen (eds.), *Genomic imprinting: Causes and consequences*, 1995, pp. 309-321.

Franks, N. R., y T. Richardson, "Teaching in tandem-running ants", *Nature*, 439, 2006, p. 153.

Fraser, D., y B. K. Thompson, "Armed sibling rivalry among suckling piglets", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, 1991, pp. 9-15.

Frederick, D. A., L. A. Peplau y J. Lever, "The swimsuit issue: Correlates of body image in a sample of 52677 heterosexual adults", *Body Image*, 4, 2006, pp. 413-419.

Frederick, D. L., y M. G. Haselton, "Why is muscularity sexy? Tests of the fitness indicator hypothesis", *Personality and Social Psychology Bulletin*, 33, 2007, pp. 1167-1183.

Frederick, S., G. Lowenstein y T. O'Donoghue, "Time discounting and time preference: A critical review", *Journal of Economic Literature*, 40, 2002, pp. 351-401.

Freedman, R. E. K., M. M. Carter, T. Sbrocco y J. J. Gray, "Ething differences in preferences for female weight and waist-to-hip ratio: A comparison of African-American and White American college and community samples", *Eating Behaviors*, 5, 2004, pp. 191-198.

Freese, J., *What should sociobiology do about Darwin? Evaluating some potential contributions of sociobiology and evolutionary psychology to sociology*, tesis de doctorado, University of Indiana, Indiana, 2000, p. 329.

Freese, J., y S. Meland, "Seven-tenths incorrect: Heterogeneity and change in the waist-to-hip ratios of Playboy centrefold models and Miss America pageant winners", *Journal of Sex Research*, 39, 2002, pp. 133-138.

Freese, J., B. Powell y L. C. Steelman, "Rebel without a cause or effect: Birth order and social attitudes", *American Sociological Review*, 64, 1999, pp. 207-231.

Friedman, H. S., "The multiple linkages of personality and disease", *Brain, Behavior, and Immunity*, 22, 2008, pp. 668-675.

Friedman, H. S., J. S. Tucker, C. Tomlinson-Keasey *et al.*, "Does childhood personality predict longevity?", *Journal of Personality and Social Psychology*, 65, 1993, pp. 176-185.

Frisch, R. E., y J. W. McArthur, "Menstrual cycles: Fatness as a determinant of minimum weight for height necessary for their maintenance or onset", *Science*, 185, 1974, pp. 949-951.

Frith, U., *Autism: Explaining the enigma*, 2ª ed., Blackwell, Oxford, 2003, p. 105.

Frith, U., y F. Happé, "Theory of mind and self-consciousness: What is it like to be autistic?", *Mind and Language*, 14, 1999, pp. 23-32.

Fry, A. F., y S. Hale, "Relationships among processing speed, working memory, and fluid intelligence in children", *Biological Psychology*, 54, 2000, pp. 1-34.

Frye, D., P. D. Zelazo y T. Palfai, "Theory of mind and rule-based reasoning", *Cognitive Development*, 10, 1995, pp. 483-527.

Fujimoto, A., J. Allanson, C. A. Crowe *et al.*, "Natural history of mosaic trisomy 14 syndrome", *American Journal of Medical Genetics*, 44, 1992, pp. 189-196.

Furnham, A., *Personality and intelligence at work*, Routledge, Londres, 2008.

Furnham, A., "Sex differences in mate selection preferences", *Personality and Individual Differences*, 47, 2009, pp. 262-267.

Furnham, A., y J. Crump, "Personality traits, types and disorders: An examination of the relationship between three self-reported measures", *European Journal of Personality*, 19, 2005, pp. 167-184.

Furnham, A., M. Diaz y A. McClelland, "The role of body weight, waist-to-hip ratio, and breast size in judgments of female attractiveness", *Sex Roles*, 34, 1998, pp. 311-326.

Furnham, A., y P. Heaven, *Personality and social behavior*, Arnold, Londres, 1998.

Furnham, A., M. Lavancy y A. McClelland, "Waist-to-hip ratio and facial attractiveness", *Personality and Individual Differences*, 30, 2001, pp. 491-502.

Furnham, A., J. Moutafi y P. Baguma, "A cross-cultural study on the role of weight and waist-to-hip ratio on judgments of women's attractiveness", P*ersonality and Individual Differences*, 32, 2002, pp. 729-745.

Furnham, A., y R. Nordling, "Cross-cultural differences in preferences for specific male and female body shapes", *Personality and Individual Differences*, 25, 1998, pp. 635-648.

Furnham, A., y E. Reeves, "The relative influence of facial noeteny and waist-to-hip ratio on judgements of female attractiveness and fecundity", *Psychology, Health and Medicine*, 11, 2006, pp. 129-141.

Furnham, A., y V. Swami, "Perceptions of female buttocks and breast size in profile", *Social Behavior and Personality*, 35, 2007, pp. 1-8.

Furnham, A., V. Swami y K. Shah, "Female body correlates of attractiveness and other ratings", *Personality and Individual Differences*, 41, 2006, pp. 443-454.

Furnham, A., T. Tan y C. McManus, "Waist-to-hip ratio and preferences for body shape: A replication and extension", *Personal and Individual Differences*, 22, pp. 539-549.

Gadgil, M., W. H. Bossert, "Life historical consequences of natural selection", *American Naturalist*, 1041970, pp. 1-2.

Gagnon, A., K. R. Smith, M. Trembay *et al.,* "Is there a trade-off between fertility and longevity? A comparative study of women from three large historical databases accounting for mortality selection", *American Journal of Human Biology*, 21, 2009, pp. 533-540.

Galber, S., y E. Voland, "Fitness of twinning", *Human Biology*, 66, 1994, pp. 699-713.

Galdikas, B. M. F., y G. Teleki, "Variations in subsistence activities of male and female pongids: New perspectives on the origins of human labor divisions", *Current Anthropology*, 22, 1981, pp. 241-256.

Galef, B. G. Jr.,y C. Allen, "A new model system for studying animal tradition", *Animal Behavior*, 50, 1995, pp. 705-717.

Galef, B., y E. Whiskin, "'Conformity' in rats?", *Animal Behavior*, 75, 2008, pp. 2035-2039.

Gallese, V., "Before and below 'theory of mind': Embodied simulation and the neural correlates of social cognition", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362, 2007, pp. 659-669.

Gallistel, C. R., "Insect navigation: Brains as symbol-processors", en S. Sternberg y D. Scarborough (eds.), *Conceptual and methodological foundations*, vol. 4: *An invitation to cognitive science,* MIT Press, Cambridge, 1995.

Gallup, G., R. Burch, M. Zappieri *et al.,* "The human penis as a semen displacement device", *Evolution and Human Behavior*, 24, 2003, pp. 227-289.

Gallup Jr., G., "Chimpanzees: Self-recognition", *Science*, 167, 1970, pp. 86-87.

Galton, F., *English men of science: Their nature and nurture*, Londres, Macmillan, 1874.

———, "Composite portraits", *Journal of Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 8, 1878, pp. 132-144.

Gangestad, S. W., y D. Buss, "Pathogen prevalence and human mate preferences", *Ethology and Sociobiology*, 14, 1993, pp. 89-96.

Gangestad, S. W., y G. J. Scheyd, "The evolution of human physical attractiveness", *Annual Review of Anthropology*, 34, 2005, pp. 523-548.

Gangestad, S. W., y J. A. Simpson, "The evolution of human mating: Trade-offs and strategic pluralism", *Behavioral and Brain Sciences*, 23, 2000, pp. 573-644.

Gangestad, S. W., y R. Thornhill, "Menstrual cycle variation in women's preferences for the scent of symmetrical men", *Proceedings of the Royal Society B*, 265, 1998, pp. 727-733.

———, "Facial masculinity and fluctuating asymmetry", *Evolution and Human Behavior*, 24, 2003, pp. 231-241.

Gangestad, S. W., y D. M. Buss, "Pathogen prevalence and human mate preferences", *Ethology and Sociobiology*, 14, 1993, pp. 86-96.

Gangestad, S. W., J. A. Simpson, J. A. Cousins *et al.,* "Women's preferences for male behavioural displays change across menstrual cycle", *Psychological Science*, 15, 2004, pp. 203-207.

Gangestad, S. W., R. Thornhill y R. Yeo, "Facial attractiveness, developmental stability, and fluctuating asymmetry", *Ethology and Sociobiology*, 15, 1994, pp. 73-85.

Garcia, J., y R. A. Koelling, "Prolonged relation of cue to consequence in avoidance learning", *Psychonomic Science*, 4, 1966, pp. 123-124.

———, "Relation of cue to consequence in avoidance learning", *Psychonomic Science*, 4, 1996, p. 123.

Gardner, A., y A. Grafen, "Capturing the superorganism: A formal theory of group adaptation", *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 2009, pp. 659-671.

Garver-Apgar, C. E., S. W. Gangestad y R. Thornhill, "Hormonal correlates of women's mid-cycle preference for the scent of symmetry", *Evolution and Human Behavior*, 49, 2008, pp. 509-518.

Gaulin, S., y D. McBurney, *Evolutionary psychology*, Pearson, Upper Saddle River, 2004.

Gaut, B., y D. M. Lopes, *The Routledge companion to asthetics*, Routledge, Londres, 2001.

Geary, D. C., *Male, female: The evolution of human sex differences*, American Psychological Association, Washington, 1998.

———, "Evolution and proximate expression of human paternal investment", *Psychological Bulletin*, 126, 2000, pp. 55-77.

Geary, D. C., "Learning disabilities in arithmetic: Problem solving differences and cognitive deficits", en H. L. Swanson, K. Harris y S. Graham (eds.), *Handbook of learning disabilities*, Guilford Press, Nueva York, 2003, pp. 199-212.

———, *The origin of mind: Evolution of brain, cognition, and general intelligence*, American Psychological Association, Washington, 2005.

Geary, D. C., y K. J. Huffman, "Brain and cognitive evolution: Forms of modularity and functions of mind", *Psychological Bulletin*, 128, 2002, pp. 667-698.

Geary, D. C., J. Vigil y J. Byrd-Craven, "Evolution of human mate choice", *Journal of Sex Research*, 41, 2004, pp. 27-42.

Gelissen, J., y P. M. de Graaf, "Personality, social background, and occupational career success", *Social Science Research*, 35, 2006, pp. 702-726.

Gelman, A., "Letter to the editors regarding some papers of Dr. Satoshi Kanazawa", *Journal of Theoretical Biology*, 245, 2007, pp. 597-599.

Gelman, A., y D. Weakliem, "Of beauty, sex and power", *American Scientist*, 97, 2009, pp. 310-316.

Gergely, G., H. Bekkering e I. Király, "Developmental psychology: Rational imitation in preverbal infants", *Nature*, 415, 2002, p. 755.

Gergely, G., Z. Nadasdy, G. Csibra y S. Biró, "Taking the intentional stance at 12 months of age", *Cognition*, 56, 1995, pp. 165-193.

Ghirlanda, S., y M. Enquist, "Cumulative culture and explosive demographic transitions", *Quality and Quantity*, 41, 2007, pp. 591-600.

Gibson, K. R., D. Rumbaugh y M. Beran, "Bigger is better: Primate brain size in relationship to cognition", en D. Falk y K. R. Gibson (eds.), *Evolutionary anatomy of the primate cerebral cortex*, Cambridge University Press, Cambridge, 2001, pp. 79-98.

Gibson, M. A., y D. W. Lawson, " 'Modernization' increases parental investment and sibling resource competition: Evidence from a rural development initiative in Ethiopia", *Evolution and Human Behavior*, en producción.

Gibson, M. A., y R. Mace, "Strong mothers bear more sons in rural Ethiopia", *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 2003, pp. S108-S109.

———, "Helpful grandmothers in rural Ethiopia: A study of the effect of kin on child survival and growth", *Evolution and Human Behavior*, 26, 2005, pp. 469-482.

———, "An energy-saving development initiative increases birth rate and childhood malnutrition in rural Ethiopia", *PLoS Medicine*, 3, 2006, pp. 576-584.

Gibson, M. A., y R. Sear, "Does wealth increase parental investment biases in child education? Evidence from two African populations on the cusp of the fertility transition", *Current Anthropology*, 51, 2010, pp. 693-701.

Gigerenzer, G., y R. Selten, *Bounded rationality: The adaptive toolbox*, MIT Press, Boston, 2001.

Gilbert, S. F., *Developmental biology*, 7ª ed., Sinauer, Sunderland, 2003.

Gillespie, D., A. Russell y V. Lummaa, "When fecundity does not equal fitness: Effects of

an offspring quantity versus quality trade-off in pre-industrial humans", *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 2008, p. 713-722.

Ginsburg, J., "Coughs and sneezes spread mind diseases", *New Scientist*, 40, 6 de noviembre 2004.

Gintis, H., "Strong reciprocity and human sociality", *Journal of Theoretical Biology*, 206, 2000, pp. 169-179.

———, "A framework for the unification of the behavioural sciences", B*ehavioral and Brain Sciences*, 30, 2006, pp. 1-61.

———, "Explaining altruistic behavior in humans", *Evolution and Human Behavior*, 24, 2003, pp. 153-172.

Gintis, H., S. Bowles, R. Boyd y E. Fehr, "Explaining altruistic behaviour in humans", en R. I. M. Dunbar y L. S. Barrett (eds.*), The Oxford handbook of evolutionary psychology*, Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 605-620.

Gintis, H., E. A. Smith y S. Bowles, "Cooperation and costly signaling", *Journal of Theoretical Biology*, 213, 2001, p. 103-119.

Giraldeau, L. A., T. Valone y J. Templeton, "Potential disadvantages of using socially acquired information", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 357, 2002, pp. 1559-1566.

Girard, M., y D. Stark, "Socio-technologies of assembly: Sense-making and demonstration in rebuilding Lower Manhattan", en D. Lazer y V. Mayer-Schoenberger (eds.), *Governance and information: The rewriting of governing and deliberation in the 21st century*, Oxford University Press, Nueva York, 2007, pp. 145-176.

Gladden, P., M. Sisco y J. Figueredo, "Sexual coercion and life-history strategy", *Evolution and Human Behaviour*, 29, 2008, pp. 319-326.

Glicksohn, J., y H. Golan, "Personality, cognitive style and assortative mating", *Personality and Individual Differences*, 30, 2001, pp. 1199-1209.

Gomez, J. C., "Ostentive behavior in great apes: The role of eye contact", en A. E. Russon (eds.), *Reaching into thought: The mind of great apes*, Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 131-152.

Gottman, J. M., "Psychology and the study of the marital processes", *Annual Review of Psychology*, 49, 1998, pp. 169-197.

Gottman, J. M., *What predicts divorce? The relationship between marital processes and marital outcomes*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillside, 1994.

Gould, S. J., *Ontogeny and phylogeny*, Harvard University Press, Cambridge, 1977.

———, *The mismeasure of man*, Penguin, Harmondsworth, 1981.

———, "Evolution: The pleasures of pluralism", *The New York Review of Books*, 1997, pp. 47-52.

Gouldner, A. W., "The norm of reciprocity: A preliminary statement", *American Sociological Review*, 25, 1960, pp. 161-172.

Grafen, A., "Biological signals as handicaps", *Journal of Theoretical Biology*, 144, 1990, pp. 517-546.

Grafen, A., "Sexual selection unhandicapped by Fisher process", *Journal of Theoretical Biology*, 144, 1990, pp. 473-516.

Grammer, K., y R. Thornhill, "Human *(Homo sapiens)* facial attractiveness and sexual selection: The role of symmetry and averageness", *Journal of Comparative Psychology*, 108, 1994, pp. 233-242.

Grant, V. J., *Maternal personality, evolution and the sex ratio*, Routledge, Londres, 1998.

Grawe, N., "Bequest receipt and family size effects", *Economic Inquiry*, 48, 2010, pp. 156-162.

Gray, P. B., "Marriage, parenting, and testosterone variation among Kenyan Swahili men", *American Journal of Physical Anthropology*, 122, 2003, pp. 279-286.

Gray, R. D., y Q. D. Atkinson, "Language tree divergence times support the Anatolian theory of Indo-European origin", *Nature*, 426, 2003, pp. 435-439.

Gray, P., J. Chapman, T. Burnham *et al.*, "Human male pair bonding and testosterone", *Human Nature,* 15, 2004, pp. 119-131.

Gray, P. B., J. C.-Fang y H. G. Pope, "Fathers have lower salivary testosterone levels than unmarried men and married non-fathers in Beijing, China", *Proceedings of the Royal Society B*, 273, 2006, pp. 333-339.

Gray, R. D., M. Heaney y S. Fairhall, "Evolutionary Psychology and the challenge of adaptive explanation", en K. Sterelny y J. Fitness (eds.), *From mating to mentality: Evaluating evolutionary psychology*, Psychology Press, Londres, 2003, pp. 247-268.

Graziosi, P., *Paleolithic art*, McGraw Hill, Nueva York, 1960.

Green, R., y E. R. Keverne, "The disparate maternal aunt/uncle ratio in male transsexuals: An explanation invoking genomic imprinting", *Journal of Theoretical Biology*, 202, 2000, pp. 55-63.

Greenfield, P. M., "Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of heretically organized sequential behavior", *Behavioral and Brain Sciences*, 14, 1991, pp. 531-595.

Griffin, P., y M. Griffin, "Fathers and childcare among the Cagayan Agta", en B. S. Hewlett (ed.) *Father-child relations: Cultural and biosocial contexts*, Aldine de Gruyter, Nueva York, 1992, pp. 297-320.

Groop, L., "Genetics of the metabolic syndrome", *British Journal of Nutrition*, 83, 2000, pp. S39-S48.

Gross, A. E., y C. Crofton, "What is good is beautiful", *Sociometry*, 40, 1977, pp. 85-90.

Gross, M., "Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes", en G. Potts y R. Wooton (eds.), *Fish reproduction: Strategies and tactics*, Academic Press, Londres, 1984, pp. 55-75.

———, "Disruptive selection for alternative life histories in salmon", *Nature*, 313, 1985, pp. 47-48.

Gross, M., "Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes", *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 1996, pp. 92-98.

Grossman, C. J., "Interactions between the gonadal steroids and the immune system", *Science*, 227, 1985, pp. 257-261.

Guarner, F., y J. R. Malagelada, "Gut flora in health and disease", *Lancet*, 361, 2003, pp. 512-519.

Gudonis, L., D. Miller, J. Miller y D. Lynman, "Conceptualising personality disorders from a general model of personality functioning", *Personality and Mental Health*, 2, 2008, pp. 249-264.

Gueguen, N., "Women's bust size and men's courtship solicitation", *Body image*, 4, 2007, pp. 386-390.

Guglielmino, C. R., C. Viganotti, B. Hewlett y L. L. Cavalli-Sforza, "Cultural variation in Africa: Role of mechanisms of transmission and adaptation", Proc*eedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 92, 1995, pp. 7585-7589.

Gurumu, E., y R. Mace, "Fertility decline driven by poverty: The case of Addis Ababa, Ethiopia", *Journal of Biosocial Science*, 40, 2008, p. 339-358.

Gurven, M. D., W. Allen-Arave, K. Hill y A. M. Hurtado, "It's a wonderful life: Signaling generosity among the Aché of Paraguay", *Evolution and Human Behavior*, 21, 2000, pp. 263-282.

Gurven, M., y K. Hill, "Why do men hunt? A reevaluation of 'Man the Hunter' and the sexual division of labor", *Current Anthropology*, 50, 2009, pp. 51-74.

Gurven, M., y H. Kaplan, "Longevity among hunter-gatherers: a cross-cultural examination", *Population and Development Review*, 33, 2006, pp. 321-365.

Hagen, E. H., C. Barrett y M. E. Price, "Do human parents face a quantity-quality tradeoff? Evidence from a Shuar community", *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 2006, pp. 405-418.

Hagen, E. H., R. B. Hames, N. M. Craig *et al.*, "Parental investment and child health in a Yanomamö village suffering short-term food stress", *Journal of Biosocial Science*, 33, 2001, pp. 503-528.

Hagen, E. H., y P. Hammerstein, "Game theory and human evolution: A critique of some recent interpretation of experimental games", *Theoretical Population Biology*, 69, 2006, pp. 339-348.

Haig, D., "Genetic conflicts in human pregnancy", *Quarterly Review of Biology*, 68, 1993, pp. 495-532.

———, "Altercation of generations: Genetic conflicts of pregnancy", *American Journal of Reproductive Immunology*, 35, 1996, pp. 226-232.

———, "Parental antagonism, relatedness asymmetries, and genomic imprinting", *Proceedings of the Royal Society B*, 264, 1997, pp. 1657-1662.

———, "Genetic conflicts of pregnancy and childhood", en S. C. Stearns (ed.), *Evolution in health and disease*, Oxford University Press, Oxford, 1999, pp. 77-90.

Haig, D., "The gene meme", en A. Grafen, M. Ridley y Richard Dawkins, *How a scientist changed the way we think*, Oxford University Press, Oxford, 2006, pp. 50-65.

Haig, D., y R. Wharton, "Prader-Willi syndrome and the evolution of human childhood", *American Journal of Human Biology*, 15, 2003, pp. 320-329.

Hain, T. J. A., y B. D. Neff, "Multiple paternity and kin recognition mechanisms in a guppy population", *Molecular Biology*, 16, 2007, pp. 3938-3946.

Hala, S., y J. Russel, "Executive control within strategic deception: A window on early cognitive development?", *Journal of Experimental Child Psychology*, 80, 2001, pp. 112-141.

Hamermesh, D., y J. E. Biddle, "Beauty and the labor market", *American Economic Review*, 84, 1994, pp. 1174-1994.

Hamermesh, D., y A. M. Parker, "Beauty in the classroom: Professor's pulchritude and putative pedagogical productivity", *Economics of Education Review*, 24, 2005, pp. 369-376.

Hames, R., "The allocation of parental care among the Ye'kwana", en L. Betzig, M. Borgerhoff Mulder y P. Turke (eds.), *Human reproductive behaviour; A Darwinian perspective*, Cambridge University Press, Cambridge, 1988, pp. 237-251.

Hamilton, W. D., "The general evolution of social behaviour, I and II", *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1964, pp. 1-52.

———, "The genetical evolution of social behaviour, I", *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1964, pp. 1-16.

———, "Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model", *Nature*, 228, 1970, pp. 1218-1220.

———, "Innate social aptitudes in man: An approach from evolutionary genetics", en R. Fox (ed.), *Biological anthropology*, Malaby Press, Londres, 1975, pp. 133-155.

Hamilton, W. D., y M. Zuk, "Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?", *Science*, 21, 1982, pp. 384-387.

Hansen, L. T. T., T. Amundsen y E. Forsgren, "Symmetry: Attractive not only to females", *Proceedings of the Royal Society B*, 266, 1999, pp. 1235-1240.

Hardin, G. J., "The tragedy of the commons", *Science*, 162, 1968, pp. 1243-1248.

Hardy, C., y M. van Vugt, "Nice guys finish first: The competitive altruism hypotesis", *Personality and Social Psychology Bulletin*, 32, 2006, pp. 1402-1413.

Hare, B., J. Call y M. Tomasello, "Do chimpanzees know what conspecifics know?", *Animal Behaviour*, 61, 2001, pp. 139-151.

Hare, B., J. Call, B. Agentta y M. Tomasello, "Chimpanzees know what conspecifics do and do not see", *Animal Behaviour*, 59, 2000, pp. 771-785.

Harris, P. L., M. de Rosnay y F. Pons, "Language and children's understanding of mental states", *Current Directions in Psychological Science*, 14, 2005, pp. 69-73.

Harvey, P. H., R. D. Martin y T. H. Clutton-Brock, "Life histories in comparative perspective", en B. B. Smuts, D. L. Cheney, R. M. Seyfarth, R. W. Wrangham y T. T. Struhsaker (eds.), *Primate Societies*, University of Chicago Press, Chicago, 1987, pp. 181-196.

Harvey, P. H., y M. D. Pagel, *The comparative method in evolutionary biology*, Oxford University Press, Oxford, 1991.

Hastings, B., y B. Shaffer, "Authoritarianism: The role of threat, evolutionary psychology and the will to power", *Theory and Psychology*, 18, 2008, pp. 423-440.

Hauert, C., "Via freedom to coercion: The emergence of costly punishment", *Science*, 316, 2007, pp. 1905-1907.

Hauert, C., A. Traulsen, H. Brandt *et al.*, "Public goods with punishment and abstaining in finite and infinite populations", *Biological Theory*, 3, 2008, pp. 114-122.

Haukioja, E., R. Lemmetyinen y M. Pikkola, "Why are twins so rare in *Homo sapiens*?", *American Naturalist*, 133, 1989, pp. 572-577.

Hauser, M. D., "Costs of deception: Cheaters are punished in rhesus monkeys", *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA*, 89, 1992, pp. 12137-12139.

Hawkes, K., "Showing off: Tests of an hypothesis about men's foraging goals", *Ethology and Sociobiology*, 12, 1991, pp. 29-54.

———, "On life-history evolution", *Current Anthropology*, 35, 1994, pp. 39-41.

———, "Grandmothers and the evolution of human longevity", *American Journal of Human Biology*, 15, 2003, pp. 380-400.

———, "Mating, parenting and the evolution of human pair bonds", en B. Chapais y C. M. Berman (eds.), *Kinship and behaviour in primates*, Oxford University Press, Oxford, 2004, pp. 443-473.

Hawkes, K., y R. B. Bird, "Showing off, handicap signaling, and the evolution of men's work", *Evolutionary Anthropology*, 11, 2002, pp. 58-67.

Hawkes, K., J. F. O'Connell y N. G. Blurton Jones, "Hardworking Hadza grandmothers", en V. Standen y R. A. Foley (eds.), *Comparative socioecology: The behavioural ecology of humans and other mammals*, Blackwell, Oxford, 1989, pp. 341-366.

———, "Hadza women's time allocation, offspring provisioning, and the evolution of long postmenopausal life spans", *Current Anthropology*, 38, 1997, pp. 551-577.

Hawks, J., E. T. Wang, G. M. Cochran *et al.*, "Recent acceleration of human adaptive evolution", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 104, 2007, pp. 20753-20758.

Hayashi, M., M. Kato, K. Igarashi y H. Kashima, "Superior fluid intelligence in children with Asperger's disorder", *Brain and Cognition*, 66, 2008, pp. 306-310.

Heaven, P. C., D. Crocker, B. Edwards *et al.*, "Personality and sex", *Personality and Individual Differences*, 35, 2003, pp. 411-419.

Heaven, P. C., J. Fitzpatrick, F. L. Craig *et al.*, "Five personality factors and sex: Preliminary findings", *Personality and Individual Differences*, 28, 2000, pp. 1133-1141.

Helfenstein, F., R. H. Wagner, E. Danchin y J. M. Rossi, "Functions of courtship feeding in black-legged kittiwakes: Natural and sexual selection", *Animal Behavior*, 65, 2003, pp. 1027-1033.

Helle, S., V. Lummaa y J. Jokela, "Sons reduced maternal longevity in preindustrial humans", *Science*, 298, 2002, p. 1085.

———, "Accelerated immunosenescence in preindustrial twin mothers", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 101, 2004, pp. 12391-12396.

Henrich, J., "Cultural group selection, coevolutionary processes and large-scale cooperation", *Journal of Economic Behavior and Organization*, 53, 2004a, pp. 3-53.

Henrich, J., "Demography and cultural evolution: How adaptive cultural processes can produce maladaptive losses: The Tasmanian case", *American Antiquities*, 69, 2004b, pp. 197-214.

Henrich, J., y R. Boyd, "The evolution of conformist transmission and the emergence of between-group differences", *Evolution and Human Behavior*, 19, 1998, pp. 215-241.

Henrich, J., R. Boyd, S. Bowles *et al.,* "In search of Homo economicus: Behavioural experiments in 15 small-scale societies", *AEA Papers and Proceedings*, mayo 2001, pp. 73-78.

———, "'Economic man' in cross-cultural perspective: Ethnography and experiments from 15 small-scale societies", *Behavioral and Brain Sciences*, 28, 2005, pp. 795-816, 838-855.

Henrich, J., J. Ensimger, R. McElreath *et al.,* "Markets religion, community size, and the evolution of fairness and punishment", *Science*, 327, 2010, pp. 1480-1484.

Henrich, J., y R. McElreath, "The evolution of cultural evolution", *Evolutionary Anthropology*, 12, 2003, pp. 123-135.

Henrich, J., y F. J. Gil-White, "The evolution of prestige freely conferred deference as a mechanism for enchanting the benefits of cultural transmission", *Evolution and Human Behavior*, 22, 2001, pp. 165-196.

———, "Why people punish defectors", *Journal of Theoretical Biology*, 208, 2001, pp. 79-89.

Henrich, J., R. McElreath, A. Barr *et al.,* "Costly punishment across human societies", *Science*, 312, 2006, pp. 1767-1770.

Henss, R., "Waist-to-hip ratio and attractiveness: Replication and extension", *Personality and Individual Differences*, 19, 1995, pp. 479-488.

———, "Waist-to-hip ratio and female attractiveness: Evidence from photographic stimuli and methodological considerations", *Personality and Individual Differences*, 28, 2000, pp. 502-513.

Herman, L. M., "Vocal, social and self-imitation by bottlenosed dolphins" en K. Dautenhahn y C. L. Nehaniv (eds.), *Imitation in animals and artifacts*, MIT Press, Cambridge, 2002, pp. 63-108.

Herrmann, E., J. Call, M. V. Hernández-Lloreda *et al.,* "Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis", *Science*, 317, 2007, pp. 1360-1366.

Hertwig, R., J. N. Davis y F. J. Sulloway, "Parental investment: How an equity motive can produce inequality", *Psychological Bulletin*, 128, 2002, pp. 728-745.

Hewlett, B. S., "Culture, history and sex: Anthropological contributions to conceptualizing father involvement", *Marriage and Family Review*, 29, 2000, pp. 59-73.

Hewlett, B. S., A. Silvestra y C. R. Guglielmino, "Semes and genes in Africa", *Current Anthropology*, 43, 2002, pp. 313-321.

Heyes, C., "Social learning in animals: Categories and mechanisms", *Biological Review*, 69, 1994, pp. 207-231.

Heyes, C., "Theory of mind in non-human primates", *Behavioral and Brain Sciences*, 21, 1998, pp. 101-148.

———, "Evolutionary psychology in the round", en C. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition*, MIT Press, Cambridge, 2000, pp. 3-22.

Heyes, C. M., "Evolution, development and intentional control of imitation", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 364, 2009, pp. 2293-2298.

Hill, K., "Life history theory and evolutionary anthropology", *Evolutionary Anthropology*, 2, 1993, pp. 78-88.

———, "Life history theory and evolutionary anthropology", *Evolutionary Anthropology*, 2, 1993, pp. 78-88.

Hill, S., y D. Buss, "The mere presence of opposite-sex others on judgments of sexual and romantic desirability: Opposite effects for men and women", *Personality and Social Psychology Bulletin*, 34, 2008, pp. 635-647.

Hill, K., y A. M. Hurtado, *Aché life history: The ecology and demography of a foraging people*, Aldine de Grutyer, Nueva York, 1996.

———, "Cooperative breeding in South American hunter-gatherers", *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2009, pp. 3863-3870.

Hill, K., y H. Kaplan, "Life history traits in humans: Theory and empirical studies", *Annual Review of Anthropology*, 28, 1999, pp. 397-430.

Hill, S. E., y H. K. Reeve, "Low fertility in humans as the evolutionary outcome of snowballing resource games", *Behavioural Ecology*, 16, 2005, pp. 398-402.

Hobcraft, J. N., J. W. McDonald y S. O. Rutstein, "Demographic determinants of infant and early child mortality: A comparative analysis", *Population Studies*, 39, 1985, pp. 363-385.

Hockett, C. F., "The origin of speech", *Scientific American*, 203, 1960, pp. 88-96.

Hogan, R., "A socioanalytic perspective on the five-factor model", en J. Wiggins (ed.), *The five factor model of personality*, Gilford, Nueva York, 1996, pp. 163-179.

Holden, C. J., y R. Mace, "Phylogenetic analysis of the evolution of lactose digestion in adults", *Human Biology*, 69, 1997, pp. 605-628.

———, "Spread of cattle led to loss of matrilineal descent in Africa: A coevolutionary analysis", *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 2003, pp. 2425-2433.

Holloway, R. L., "Culture: A human domain", *Current Anthropology*, 10, 1969, pp. 395-412.

Holloway, R. L., y M. C. de la Coste-Lareymondie, "Brain endocast asymmetry in pongids and hominids: Some preliminary findings on the paleontology of cerebral dominance", *American Journal of Physical Anthropology*, 58, 1982, pp. 101-110.

Hollox, E., "Genetics of lactase persistence: Fresh lessons in the history of milk drinking", *European Journal of Human Genetics*, 13, 2005, pp. 267-269.

Holman, D., J. Wood y K. Campbell, "Age-dependent decline of female fecundity is caused by early fetal loss", en E. TeVelde, P. Pearson y F. Broekmans (eds.), *Female reproductive aging*, Informa Healthcare Books, Nueva York, 2000, pp. 123-143.

Hong, R., y S. Paunonen, "Personality traits and health-risk behaviours in university students", *European Journal of Personality*, en producción.

Hooff, M. H. A. van, F. J. Voorhorst, M. B. H. Kaptein *et al.,* "Insulin, androgen, and gonadotropin concentrations, body mass index, and waist to hip ratio in the first years after menarche girls with regular menstrual cycles, irregular menstrual cycles, or oligomenorrhea", *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism,* 85, 2000a, pp. 1394-1400.

———, "Polycystic ovaries in adolescents and the relationship with menstrual cycle patterns, luteinizing hormone, androgens, and insulin", *Fertility and Sterility,* 74, 2000b, pp. 49-58.

Hooff, M. H. A. van, F. J. Voorhorst, M. B. H. Kaptein y R. A. Hirasing, "Endocrine features of polycystic ovary syndrome in a random population sample of 14-16 year old adolescents", *Human Reproduction,* 14, 1999, pp. 2223-2229.

Hopcroft, R. L., "Sex status and reproductive success in the contemporary United States", *Evolution and Human Behavior*, 27, 2006, pp. 104-120.

Hoppitt, W. J. E., G. R. Brown, R. Kendal *et al.,* "Lessons from animal teaching", *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 2008, pp. 486-493.

Hoppitt, W. J. E., y K. M. Laland, "Social processes influencing learning in animals: A review of the evidence", *Advances in the Study of Animal Behavior*, 38, 2008, pp. 105-165.

Horner, V., y A. Whiten, "Causal knowledge and imitation/emulation switching in chimpanzees *(Pan troglodytes)* and children *(Homo sapiens)*", *Animal Cogntition*, 8, 2005, pp. 164-181.

Horrobin, D. F., "Schizophrenia: The illness that made us human", *Medical Hypotheses*, 50, pp. 269-288.

Hosoda, M., E. F. Stone-Romero y G. Coats, "The effects of physical attractiveness in job-related outcomes: A meta-analysis of experimental studies", *Personnel Psychology*, 56, 2003, pp. 431-462.

Hough, S. E., *Richter's Scale, Measure of an earthquake, measure of man*, Princeton University Press, Princeton, 2007.

Houston, R., y U. Frith, *Autism in history: The case of Hugh Blair of Borgue*, Blackwell, Oxford, 2000, p. 113.

Hrdy, S. B., *Mother Nature: A history of mothers, infants and natural selection*, Pantheon, Nueva York, 1999.

Hrdy, S. B., *Mother Nature: Natural Selection and the female of the species*, Chatto & Windus, Londres, 1999.

———, "The optimal number of fathers: Evolution, demography, and history in the shaping of female mate preferences", *Annals of the New York Academy of Sciences*, 90, 2000a, pp. 775-796.

———, *Mother Nature: Maternal instincts and the shaping of the species*, Vintage Books, Londres, 2000b.

Hrdy, S. B., "Cooperative breeders with an ace in the hole", en E. Voland, A. Chasiotis y W. Schiefenhoevel (eds.), *Grandmotherhood: The evolutionary significance of second half of female life*, Rutgers University Press, New Brunswick, 2005, pp. 295-317.

———, "Cooperative breeding and the paradox of facultative fathering", en R. S. Bridges (ed.), *Neurobiology and the parental brain*, Academic Press, Nueva York, 2008, pp. 407-416.

———, *Mothers and others: The evolutionary origins of mutual understanding*, Belknap Press, Cambridge, 2009.

Hrdy, S. B., y D. S. Judge, "Darwin and the puzzle of primogeniture: An essay on biases in parental investment after death", *Human Nature*, 4, 1993, pp. 1-45.

Huang, Z., W. C. Willet y G. A. Colditz, "Waist circumference, waist: hip ratio, and risk of breast cancer in the Nurses' Health Study", *American Journal of Epidemiology*, 150, pp. 1316-1324.

Hudson, R., y F. Trillmich, "Sibling competition and cooperation in mammals: Challenges, developments and prospects", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 2008, pp. 299-307.

Hughes, C., y R. Ensor, "Executive function and theory of mind: Predictive relations from ages 2 to 4", *Developmental Psychology*, 43, 2007, pp. 1447-1459.

Humphrey, N., "Varieties of altruism and the common ground between them", *Social Research*, 64, 1997, pp. 199-209.

Humphrey, N. K., "The social function of intellect", en P. P. G. Bateson y R. A. Hinde (eds.), *Growing points in ethology*, Cambridge University Press, Cambridge, 1976, pp. 303-317.

———, "How to solve the mind-body problem", *Journal of Consciousness Studies*, 7, 2000, pp. 5-20.

Humphries, M. H., y S. Boutin, "The determinants of optimal litter size in free-ranging red squirrels", *Ecology*, 81, 2000, pp. 2867-2877.

Hunt, G. R., y H. D. Gray, "Diversification and cumulative culture in New Caledonian crow tool manufacture", *Proceedings of the Royal Society B*, 270, 2003, pp. 867-874.

Ihara, Y., y M. W. Feldman, "Cultural niche construction and the evolution of small family size", *Theoretical Population Biology*, 65, 2004, pp. 105-111.

Imhof, L. A., y M. A. Nowak, "Stochastic evolutionary dynamics of direct reciprocity", *Proceedings of the Royal Society B*, en producción.

Iredale, W., M. van Vugt y R. Dunbar, "Showing off in humans: Male generosity as a mating signal", *Evolutionary Psychology*, 6, 2008, pp. 386-392.

Irons, W., "Adaptively relevant environments versus the environment of evolutionary adaptedness", *Evolutionary Anthropology*, 6, 1998, pp. 194-204.

Itan, Y., A. Powell, M. A. Beaumont *et al.*, "The origins of lactase persistence in Europe", *PLoS Computational Biology*, 5, 2009, e1000491.

Ivey, P., "Cooperative reproduction in Ituri forest hunter-gatherers: Who cares for Efe infants?" *Current Anthropology*, 41, 2000, pp. 856-866.

Jablonka, E., y M. J. Lamb, *Evolution in four dimensions: Genetic, epigenetic, behavioral, and symbolic variation in the history of life*, MIT Press, Cambridge, 2005.

———, "Precis of Evolution in four dimensions", *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 2006a, pp. 353-392.

Jacobs, M. K., A. Christensen, J. R. Snibbe *et al.,* "A comparison of computer-based versus traditional individual psychotherapy", *Professional Psychology: Research and Practice,* 32, 2001, pp. 92-98.

Jacobsen, T., y L. Höfel, "Aesthetic electrified: An analysis of descriptive symmetry and evaluative aesthetic judgments processes using event-related brain potentials", *Empirical Studies of the Arts*, 19, 2001, pp. 177-190.

James, I., *Asperger's Syndrome and high achievement: Some very remarkable people*, Jessica Kingsley, Londres, 2006.

Jaspers, K., *General psychopathology*, Manchester University Press, Manchester, 1962, p. 101.

Jelínek, J., *The pictorial encyclopedia of the evolution of man*, Hamlyn, Londres, 1975.

Jensen, A. R., "How much can we boost IQ and scholastic achievement?", *Harvard Educational Review*, 39, 1969, pp. 1-123.

———, *The g factor*, Praeger, Westport, 1998, p. 279.

Jensen-Campbell, L. A., W. G. Graziano y S. G. West, "Dominance, prosocial orientation, and female preferences: Do nice guys really finish last?", *Journal of Personality and Social Psychology*, 68, pp. 427-440.

Jeon, J., "Evolution of parental favoritism among different-aged offspring", *Behavioral Ecology*, 19, 2008, pp. 344-352.

Jerison, J. H., Evolution of the brain and intelligence, *Academic Press*, Nueva York, 1973.

Joffe, T. H., "Social pressures have selected for an extended juvenile period in primates", *Journal of Human Evolution*, 32, 1997, pp. 593-605.

Johnson, D. D. P., M. E. Price y M. Takezawa, "Renaissance of the individual: Reciprocity, positive assortment, and the puzzle of human cooperation", en C. Crawford y D. Krebs (eds.), *Foundations of evolutionary psychology,* Lawrence Erlbaum Associates, Nueva York, 2008, pp. 331-352.

Johnson, K. L., y L. G. Tassinary, "Interpersonal metaperception: The importance of compatibility in the aesthetic appreciation of bodily cues", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 159-184.

Johnson, M., T. Grossmann y K. Kadosh, "Mapping functional brain development: Building a social brain through interactive specialization", *Developmental Psychology*, 45, 2009, pp. 151-159.

Johnson, T., C. T. Dawes, J. H. Fowler *et al.,* "The role of egalitarian motives in altruistic punishment", *Economic Letters,* 102, 2009, pp. 192-194.

Johnston, V. S., y M. Franklin, "Is beauty in the eye of the beholder?", *Ethology and Sociobiology,* 14, 1993, pp. 183-199.

Johnston, V. S., R. Hagel, M. Franklin *et al.*, "Male facial attractiveness: Evidence for a hormone-meditated adaptive design", *Evolution and Human Behaviour,* 22, 2001, pp. 251-267.

Jokela, M., "Physical attractiveness and reproductive success in humans: Evidence from the late 20th century United States", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 342-350.

Jones, B. C., L. M. DeBruine y A. C. Little, "The role of symmetry in attraction to average faces", *Perception and Psychophysics*, 69, 2007, pp. 1273-1277.

———, "Adaptation reinforces preferences for attractive faces", *Visual Cognition,* 16, 2008, pp. 849-858.

Jones, B. C., L. M. DeBruine, A. C. Little *et al.*, "Social transmission of face preferences influences judgments of attractiveness in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007a, pp. 899-903.

———, "Social transmission of face preferences among humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 247, 2007b, pp. 899-903.

Jones, B. C., L. M. DeBruine, A. C. Little y D. R. Feinberg, "Integrating gaze direction and expression in preferences for attractive faces", *Psychological Science,* 17, 2006, pp. 588-591.

———, "The valence of experiences with faces influences generalized preferences", *Journal of Evolutionary Psychology,* 1-4, 2007b, pp. 119-130.

Jones, B. C., L. M. DeBruine, D. I. Perrett *et al.*, "Effects of menstrual cycle phase on face preferences", *Archives of Sexual Behaviour*, 37, 2008, pp. 78-84.

Jones, B. C., A. C. Little, L. Boothroyd *et al.*, "Women's physical and psychological condition independently predict their preference for apparent health in faces", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 451-457.

Jones, B. C., A. C. Little, D. L. Feinberg *et al.*, "The relationship between shape symmetry and perceived skin condition in male facial attractiveness", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 24-30.

Jones, D., y K. Hill, "Criteria of facial attractiveness in five populations", *Human Nature,* 4, 1993, pp. 271-296.

Jones, J. H., "The force selection on the human life cycle", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 305-314.

Jones, L. B., M. K. Rothbart y M. I. Posner, "Development of executive attention in preschool children", *Developmental Science,* 6, 2003, pp. 498-504.

Jones, P. R. M., M. J. Hunt, T. P. Brown y N. G. Norgan, "Waist to hip circumference ratio and its relation to age and overweight in British men", *Human Nutrition: Clinical Nutrition,* 40, 1986, pp. 239-247.

Julian, T., y P. C. McKenry, "Relationship of testosterone of men's family functioning at mid-life: A research note", *Aggressive Behaviour,* 15, 1989, pp. 281-289.

Junshi, C., T. C. Campbell, L. Junyao y R. Peto, *Diet, life-style and mortality in China,* Oxford UP, Oxford, 1990.

Kalishov, A., A. Zahavi y A. Zahavi, "Allofeeding in Arabian babblers (*Turdoides squamiceps*)", *Journal of Ornithology,* 146, 2005, pp. 141-150.

Kameda, T., y D. Nakanishi, "Does social/cultural learning increase human adaptability? Roger's question revisited", *Evolution and Human Behavior,* 24, 2003, pp. 242-260.

Kanazawa, S., "Can evolutionary psychology explain reproductive behaviour in the contemporary United States?" *Sociological Quarterly,* 44, 2003, pp. 291-302.

Kanazawa, S., y J. L. Kovar, "Why beautiful people are more intelligent", *Intelligence,* 32, 2004, pp. 227-243, p. 229.

Kanda, N., T. Tsuchida y K. Tamaki, "Testosterone inhibits immunoglobulin production by human peripheral blood mononuclear cells", *Clinical and Experimental Immunology,* 106 1996, pp. 410-415.

Kane, R. J., y R. W. Engle, "The role of prefrontal cortex in working-memory capacity, executive attention, and general fluid intelligence: An individual-differences perspective", *Psychonomic Bulletin and Review*, 9, 2002, pp. 637-671.

Kaplan, H., "Evolutionary and wealth flow theories of fertility: Empirical tests and new models", *Population and Development Review,* 20, 1994, pp. 753-791.

———, "A theory of fertility and parental investment in traditional and modern human societies", *Yearbook of Physical Anthropology,* 39, 1996, pp. 91-135.

Kaplan, H. S., y S. W. Gangestad, "Life history theory and evolutionary psychology", en D. M. Buss, *The Handbook of evolutionary psychology*, John Wiley & Sons, Ltd., Nueva York, 2005, pp. 68-95.

Kaplan, H., y K. Hill, "Hunting ability and reproductive success among male Aché foragers: Preliminary results", *Current Anthropology,* 26, 1985, 131-133.

Kaplan, H., y J. Lancaster, "An evolutionary and ecological analysis of human fertility, mating patterns and parental investment", en K. W. Wachter y R. A. Bulatao (eds.), *Offspring: Human fertility in biodemographic perspective,* National Academy Press, Washington, 2003, pp. 170-223.

Kaplan, H., J. B. Lancaster, J. Bock y S. Johnson, "Fertility and fitness among Albuquerque men: A competitive labour market theory", en R. I. M. Dunbar (ed.), *Human reproductive decisions: Biological and social perspectives,* Macmillan, Londres, 1995, pp. 96-136.

Kaplan, H., K. Hill, J. Lancaster y A. M. Hurtado, "A theory of human life history evolution: Diet, intelligence, and longevity", *Evolutionary Anthropology,* 9, 2000, pp. 156-185.

Kaplan, H., J. B. Lancaster, W. T. Tucker y K. G. Anderson, "Evolutionary approach to below replacement fertility", *American Journal of Human Biology,* 14, 2002, pp. 233-256.

Kaplan, L. P., "How autism has been understood", en K. L. Simmons (ed.), *The official Autism 101 manual: Autism today,* Autism Today, Alberta, Canadá, pp. 44-45.

Karmiloff-Smith, A., "Beyond modularity: Innate constrains and developmental change",

en S. Carey y R. Gelman (eds.), *The epigenesis of mind: Essays on biology and cognition*, Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, 1991.

Karmiloff-Smith, A., "Constraints of representational change: Evidence from children's drawing", en G. Hatano (ed.), *Handbook of cognitive science*, Kyoritsu Shuppan, Tokio, 1992.

———, "Why babies' brains are not Swiss army knives", en H. Rose y S. Rove (eds.), *Alas, poor Darwin,* Jonathan Cape, Londres, 2000, pp. 144-156.

Karsten, K. B., L. N. Andriamandimbiarisoa, S. F. Fox y C. J. Raxworthy, "A unique life history among tetrapods: An annual chameleon living mostly as an egg", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 105, 2008, pp. 8980-8984.

Kashima, Y., "Maintaining cultural stereotypes in the serial reproduction of narratives", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 26, 2000, pp. 594-604.

Kaye, S. A., A. R. Folsom, R. J. Prineas y S. M. Gapstur, "The association of body fat distribution with lifestyle and reproductive factors in a population study of postmenopausal women", *International Journal of Obesity,* 14, 1990, pp. 583-591.

Keister, L. A., "Sharing the wealth: The effect of siblings on adult' wealth ownership", *Demography,* 40, 2003, pp. 521-542.

———, "Race, family structure, and wealth: The effect of childhood family on adult asset ownership", *Sociological Perspectives,* 47, 2004, pp. 161-187.

Kelly, R., *The foraging spectrum: Diversity in hunter-gatherer lifeways,* Smithsonian Institution Press, Washington, 1995.

Kelly, S., y R. I. M. Dunbar, "Who dares wins: Heroism versus altruism in female mate choice", *Human Nature,* 12, 2001, pp. 89-105.

Kempenaers, B., y B. C. Sheldon, "Studying paternity and paternal care: Pitfalls and problems", *Animal Behaviour,* 53, 1997, pp. 423-427.

Kendal, R. L., I. Coolen, Y. van Bergen y K. N. Laland, "Tradeoffs in the adaptive use of social and asocial learning", *Advances in the Study of Behavior,* 35, 2005, pp. 333-379.

Kendal, R. L., B. G. Galef y C. P. van Schaik, "Social learning research outside the laboratory: How and why?", *Learning and Behavior,* 38, 2010, pp. 187-194.

Kendal, J. R., L.-A. Giraldeau y K. N. Laland, "The evolution of social learning rules: Payoff-biased and frequency dependent biased transmission", *Journal of Theoretical Biology,* 260, 2009, pp. 210-219.

Kendal, J. R., J. J. Tehrani y J. Odling-Smee, "Human niche construction in interdisciplinary focus", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 2011, en producción.

Kendrick, D. T., "Evolutionary social psychology", *International Encyclopedia of the Social & Behavioural Sciences,* 2004, pp. 5022-5024.

Kenrick, D., y R. Keefe, "Age preferences in mates reflect sex differences in reproductive strategies", *Behavioral and Brain Sciences,* 15, 1992, pp. 75-118.

Kettrey, H., y B. Emery, "The discourse of sibling violence", *Journal of Family Violence,* 22, 2007, p. 769.

Keverne, E. B., "Primate social relationships: Their determinants and consequencies", *Advances in the Study of Behavior,* 21, 1992, pp. 1-35.

Kim, K. W., C. Roland y A. Horel, "Functional value of matriphagy in the spider *Amaurbius ferox*", *Ethology,* 106, 2000, pp. 729-742.

Kingsolver, J. G., H. E. Hoekstra, J. M. Hoekstra *et al.,* "The strength of phenotypic selection in natural populations", *American Naturalist,* 157, 2001, pp. 245-261.

Kirkwood, T. B. L., "Evolution of ageing", *Nature,* 270, 1977, pp. 301-304.

———, "The origins of human ageing", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 352, 1997, pp. 1756-1772.

Kiyonari, T., y P. Barclay, "Free-riding may be thwarted by second-order rewards rather than punishment", *Journal of Personality and Social Psychology,* 95, 2008, pp. 826-842.

Kiyonari, T., M. van Veelen y T. Yamagishi, *Can second-order punishment solve the puzzle of human cooperation in one-shot games?*, manuscrito, 2008.

Kleiman, D. G., y J. R. Malcolm, "The evolution of male parental investment in mammals", en D. G. Gubernick y P. H. Klopfer (eds.), *Parental care in mammals,* Plenum Press, Nueva York, 1981, pp. 347-387.

Klein, R. G., *The human career: Human biological and cultural origins,* 2ª ed., Chicago, University of Chicago Press, 1999.

Kniffin, K. M., y D. S Wilson, "The effect of non-physical traits on the perception of physical attractiveness: Three naturalistic studies", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 88-101.

Koehler, D. J. *et al.,* "Remarks on support theory: Recent advances and future directions", *Heuristics and Biases: The Psychology of Intuitive Judgment*, pp. 489-509.

Koehler, N., L. W. Simmons, G. Rhodes y M. Peters, "The relationship between sexual dimorphism in human faces and fluctuating asymmetry", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. S223-S226.

Kohler, H. P., *Fertility and social interaction,* Oxford UP, Oxford, 2001.

Kokko, H., y M. D. Jennions, "Parental investment, sexual selection and sex ratios", *Journal of Evolutionary Biology,* 21, 2008, pp. 919-948.

Kokko, H., y R. A. Johnstone, "Why is mutual mate choice not the norm? Operational sex ratios, sex roles and the evolution of sexually dimorphic and monomorphic signalling", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 357, 2002, pp. 319-333.

Kokko, H., y P. Monaghan, "Predicting the direction of sexual selection", *Ecology Letters,* 4, 2001, pp. 159-165.

Korotkov, D., y T. E. Hannah, "The five-factor model of personality: Strengths and limitations in predicting health status, sick-role and illness behaviour", *Personality and Individual Differences,* 36, 2004, pp. 187-199.

Kowner, R., "Facial asymmetry and attractiveness judgment in developmental perspecti-

ve", *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance,* 22, 1996, pp. 662-675.

Kramer, K. L., "Children's help and the pace of reproduction: Cooperative breeding in humans", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 224-237.

Krams, I., T. Krama, K. Iguane y R. Mänd, "Experimental evidence of reciprocal altruism in the pied flycatcher", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 62, 2008, pp. 599-605.

Kravariti, E., T. Toulopoulou, F. Mapua-Filbey *et al.,* "Intellectual asymmetry and genetic liability in first-degree relatives of probands with schizophrenia", *British Journal of Psychiatry,* 188, 2006, pp. 186-187.

Krebs, J. R., N. S. Clayton, S. D. Healy *et al.,* "The ecology of the avian brain: Food-sorting memory and the hippocampus", *Ibis,* 138, 1996, pp. 34-46.

Kristensen, P., y T. Bjerkedal, "Explaining the relation between birth order and intelligence", *Science,* 316, 2007, p. 1717.

Krubitzer, L., y K. J. Huffman, "A realization of the neocortex in mammals: Genetic and epigenetic contributions to the phenotype", *Brain, Behavior and Evolution*, 55, 2000, pp. 322-335.

Kummer, H., L. Daston, G. Gigerenzer y J. Silk, "The social intelligence hypothesis", en P. Weingart, P. Richerson, S. D. Mitchell y S. D. Maasen (eds.), *Human by nature: Between biology and the social sciences,* Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, 1997, pp. 157-179.

Kurzban, R., y D. Houser, "An experimental investigation of cooperative types in human groups: A complement to evolutionary theory and simulations", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 102, 2005, pp. 1803-1807.

Lack, D., "The significance of clutch size", *Ibis,* 89, 1947, pp. 302-352.

———, *The natural regulation of animal numbers,* Clarendon Press, Oxford, 1954.

Lahdenpera, M., V. Lummaa, S. Helle *et al.,* "Fitness benefits of prolonged postreproductive lifespan in women", *Nature,* 428, 2004, pp. 178-181.

Laland, K. N., "On the evolutionary consequences of sexual imprinting", *Evolution,* 48, 1994, pp. 477-489.

———, "Social learning strategies", *Learning and Behavior,* 32, 2004, pp. 4-14.

———, "Exploring gene-culture interactions: Insights from handedness, sexual selection and niche-construction case studies", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 3577-3589.

Laland, K. N., y G. R. Brown, *Sense and nonsense: Evolutionary perspectives on human behaviour,* Oxford University Press, Oxford, 2002.

———, "Niche construction, human behaviour, and the adaptive-lag hypothesis", *Evolutionary Anthropology,* 15, 2006, pp. 95-104.

Laland, K. N., y J. R. Kendal, "What the models say about animal social learning", en D. M. Fragaszy y S. Perry (eds.), *The biology of traditions: Modes and evidence,* Chicago University Press, Chicago, 2003, pp. 33-55.

Laland, K. N., F. J. Odling-Smee y M. W. Feldman, "Niche construction, biological evolution, and cultural change", *Behavioral and Brain Sciences,* 23, 2000, pp. 131-175.

Laland, K. N., F. J. Odling-Smee y S. Myles, "How culture shaped the human genome: Bringing genetics and the human sciences together", *Nature Reviews Genetics,* 11, 2010, pp. 137-148.

Laland, K. N., P. J. Richerson y R. Boyd, "Developing a theory of animal social learning", en C. M. Heyes y B. G. Jr. Galef (eds.), *Social learning in animals: The roots of culture,* Academic Press, Londres, 1996, pp. 129-154.

Laland, K. N., y K. Williams, "Social transmission of maladaptive information in the guppy", *Behavioral Ecology,* 9, 1998, pp. 495-499.

Lancaster, J. B., y C. Lancaster, "The watershed: Change in parental-investment and family formation strategies in the course of human evolution", en J. B. Lancaster, J. Altmann, A. Rossi y R. Sherrod (eds.), *Parenting across the human lifespan: Biosocial dimensions,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1987, pp. 187-205.

Landy, D., y H. Sigall, "Beauty is talent: Task evolution as a function of the performer's physical attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology,* 29, 1974, pp. 299-304.

Lang, J., "The other side of the ideological aspects of schizophrenia", *Psychiatry and Clinical Neurosciences,* 3, 1940, pp. 389-392.

Langdon, R., T. Corner, J. McLarena *et al.,* "Attention orienting triggered by gaze in schizophrenia", *Neuropsychologia,* 44, 2006, pp. 417-429.

———, *The origins of logic: Six to twelve months*, Academic Press, Nueva York, 1980.

Langer, J., *The origins of logic: One to two years,* Academic Press, Nueva York, 1986.

Langlois, J. H., J. M. Ritter, L. A. Roggman y L. S. Vaughn, "Facial diversity and infant preferences for attractive faces", *Developmental Psychology*, 27, 1991, pp. 79-84.

Langlois, J. H., y L. A. Roggman, "Attractive faces are only average", *Psycological Science*, 1, 1990, pp. 115-121.

Langlois, J. H., L. A. Roggman y L. Musselman, "What is average and what is not average about attractive faces?", *Psychological Science,* 5, 1994, pp. 214-220.

Lanska, D. J., M. J. Lanska, A. J. Hartz y A. A. Rimm, "Factors influencing anatomical location of fat tissue in 52953 women", *International Journal of Obesity*, 9, 1985, pp. 29-38.

LaRusso, L., "Sensitivity of paranoid patients to nonverbal cues", *Journal of Abnormal Psychology,* 87, 1978, pp. 463-471.

Lassek, W. D., y S. J. C. Gaulin, "Waist-hip ratio and cognitive ability: Is gluteofemoral fat a privileged store of neurodevelopmental resources?" *Evolution and Human Behavior*, 29, 2008, pp. 26-34.

Latané, B., y S. Wolf, "The social impact of majorities and minorities", *Psychological Review,* 88, 1981, pp. 438-453.

LaVelle, M., "Natural selection and developmental sexual variation in the human pelvis", *American Journal of Physical Anthropology,* 98, 1995, pp. 59-72.

Lawrence, P. R., y N. Nohria, *Drive: How human nature shapes our choices,* Harvard Business School Press, Boston, 2002.

Lawson, D. W., *The behavioural ecology of modern families: A longitudinal study of parental investment and child development,* tesis de doctorado sin publicar, University College London, Londres, 2009.

Lawson, D. W., y R. Mace, "Sibling configuration and childhood growth in contemporary British Families", *International Journal of Epidemiology,* 37, 2008, pp. 1408-1421.

———, "Trade-offs in modern parenting: A longitudinal study of sibling competition for parental care", *Evolution and human Behavior,* 30, 2009, pp. 170-183.

———, "Optimizing modern family size: Trade-offs between fertility and the economic costs of reproduction", *Human Nature,* 21, 2010, pp. 39-61.

Lawson, D. W., F. W. Jordan y K. Magid, "On sex and suicide bombing: An evaluation of Kanazawa's 'Evolutionary Psychological Imagination'", *Journal of Evolutionary Psychology*, 6, 2008, pp. 73-84.

Lazarus, J., "Human sex ratios: Adaptations and mechanisms, problems and prospects", en I. C. W. Hardy (ed.), *Sex ratios: Concepts and research models,* Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 287-311.

Le Bourg, E., "A mini-review of the evolutionary theories of aging: Is it time to accept them?", *Demography Research,* 4, 2001, pp. 1-29.

———, "Does reproduction decrease longevity in human beings?", *Ageing Research Reviews,* 6, 2007, pp. 141-149.

Lean, M. E., T. S. Han y C. E. Morrison, "Waist circumference as a measure for indicating need for weight management", *British Medical Journal,* 311, 1995, pp. 158-161.

Leavens, D. A., W. D. Hopkins y K. A. Bard, "Understanding the point of chimpanzee pointing: Epigenetics and ecological validity", *Current Directions in Psychological Science*, 14, 2005, pp. 185-189.

LeBas, N., "Female finery is not for males", *Trends in Ecology and Evolution,* 21, 2006, pp. 170-173.

Leder, H., "Line drawings of faces reduce configural processing", *Perception,* 25, 1996, pp. 355-366.

Ledgin, N., *Diagnostic Jefferson: Evidence of a condition that guided his beliefs, behavior, and personal associations,* Future Horizons, Arlington, TX, 1998.

Ledyard, J. O., "Public goods: A survey of experimental research", en H. Kagel y A. E. Roth (eds.), *The handbook of experimental economics,* Princeton University Press, Princeton, 1995, pp. 111-194.

Lee, E., S. Clements, R. Ingham y N. Stone, *A matter of choice? Explaining national variation in teenage abortion and motherhood*, The Joseph Rowntree Foundation, York, 2004.

Lee, R., "The demographic transition: Three centuries of fundamental change", *Journal of Economic Perspectives*, 17, 2003, pp. 167-190.

Lee, R. D., y K. L. Kramer, "Children's economic roles in the Maya family cycle: Cain, Caldwell, and Chayanov revisited", *Population and Development Review,* 28, 2002, pp. 475-499.

Leekam, S., y C. Moore, "The development of attention and joint attention in children with autism", en J. A. Burack, C. Carman, N. Yirmiya y P. R. Zelazo (eds.), *The development of autism: Perspectives from theory and research,* Lawrence Erlbaum Associates, Mahwah, 2001, pp. 105-129.

Lefebvre, L., S. M. Reader y D. Sol, "Brains, innovations and evolution in birds and primates", *Brain, Behavior and Evolution,* 63, 2004, pp. 233-246.

Lehmann, L., y M. W. Feldman, "The co-evolution of culturally inherited altruistic helping and cultural transmission under random group formation", *Theoretical Population Biology,* 73, 2008, pp. 506-516.

Lehmann, L., M. W. Feldman y K. R. Foster, "Cultural transmission can inhibit the evolution of altruistic helping", *American Naturalist,* 170, 2008, pp. 12-24.

Lehmann, L., F. Rousset, D. Roze y L. Kellder, "Strong reciprocity of strong ferocity? A population genetic view of the evolution of altruistic punishment", *American Naturalist,* 170, 2007, pp. 21-36.

Leimar, O., y P. Hammerstein, "Evolution of cooperation through indirect reciprocity", *Proceedings of the Royal Society B,* 628, 2001, pp. 2495-2501.

Leippet, D., W. Goymann y H. Hofer, "Between-litter siblicide in captive Indian false vampire bats *(Megaderma lyra)*", *Journal of Zoological Society of London,* 251, 2000, pp. 537-540.

Leong, A., "Sexual dimorphism of the pelvic architecture: A struggling response to destructive and parsimonious forces by natural and mate selection", *McGill Journal of Medicine,* 9, 2006, pp. 61-66.

Lerner, I. M., *Genetic homeostasis,* Oliver & Boyd, Edimburgo, 1954.

Leroi-Gourhan, A., *The art of prehistoric man in Western Europe,* Thames & Hudson, Londres, 1968.

Lessells, C. M., "The evolution of life histories", en J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology,* Blackwell, Oxford, 1991, pp. 32-68.

Lewis, M., y D. P. Carmody, "Self-representation and brain development", *Developmental Psychology*, *44*, 2008, pp. 1329-1334.

Li, N., J. Bailey y D. T. Kenrick, "The necessities and luxuries of mate preferences: Testing the tradeoffs", *Journal of Personality and Social Psychology,* 82, 2002, pp. 947-955.

Lichtenstein, S., P. Slovic, B. Fischhoff *et al.,* "Judged frequency of lethal events", *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, 4, 1978, pp. 551-578.

Lickliter, R., y H. Honeycutt, "Developmental dynamics: Toward a biologically plausible evolutionary psychology", *Psychological Bulletin*, 129, 2003, pp. 819-835.

Lidell, C., L. Barrett y P. Henzi, "Parental investment in schooling: Evidence from a subsistence farming community in South Africa", *International Journal of Psychology,* 38, 2003, pp. 54-63.

Lie, H. C., G. Rhodes y L. W. Simmons, "Genetic diversity revealed in human faces", *Evolution,* 62, 2008, pp. 2473-2486.

Lieberman, D., J. Tooby y L. Cosmides, "The architecture of human kin detection", *Nature,* 445, 2007, pp. 727-731.

Light, L. L., S. Hollander y F. Kayra-Stuart, "Why attractive people are harder to remember", *Personality and Social Psychology, Bulletin,* 7, 1981, pp. 269-276.

Lindert, P. H., "Sibling position and achievement", *Journal of Human Resources,* 12, 1977, pp. 198-219.

Linton, D., y N. Wiener, "Personality and potential conceptions: Mating success in a modern Western male sample", *Personality and Individual Differences,* 31, 2001, pp. 675-688.

Liszkowski, U., M. Carpenter, T. Striano y M. Tomasello, "12- and 18-month-olds point to provide information for others", *Journal of Cognition and Development*, 7, 2006, pp. 173-187.

Liszkowski, U., M. Carpenter y M. Tomasello, "Pointing out news, old news, and absent referents at 12 months of age", *Developmental Science*, 10, 2007, pp. F1-F7.

Little, A. C., C. L. Apicella y F. W. Marlowe, "Preferences for symmetry in human faces in two cultures: Data from the UK and the Hadza, an isolated group of hunter-gatherers", *Proceedings of the Royal Society B,* 274, 2007, pp. 3113-3117.

Little, A. C., R. P. Burriss, B. C. Jones *et al.,* "Social influence in human face preference: Men and women are influenced more for the long-term than short-term attractiveness decisions", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 140-146.

Little, A., R. Burris, B. Jones *et al.,* "Social influence in human face preference: Men and women are influenced more for long-term than short-term attractiveness decisions", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 140-146.

Little, A. C., D. M. Burt, I. S. Penton-Voak y D. I. Perrett, "Self-perceived attractiveness influences human female preferences for sexual dimorphism and symmetry in male faces", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 39-44.

Little, A. C., D. L. Cohen, B. C. Jones y J. Belsky, "Human preferences for facial masculinity change with relationship type and environmental harshness", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 61, 2007, pp. 967-973.

Little, A. C., y P. J. Hancock, "The role of masculinity and distinctiveness on the perception of attractiveness in human male faces", *British Journal of Psychology,* 93, 2002, pp. 451-464.

Little, A. C., y B. C. Jones, "Attraction independent of detection suggests special mechanisms for symmetry preferences in human face perception", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 3093-3099.

Little, A. C., B. C. Jones y R. P. Burriss, "Preferences for masculinity in male bodies change across the menstrual cycle", *Hormones and Behaviour,* 51, 2007, pp. 633-639.

Little, A. C., B. C. Jones y L. M. DeBruine, "Preferences for variation in masculinity in real

male faces change across the menstrual cycle", *Personality and Individual Differences,* 45, 2008, pp. 478-482.

Little, A. C., y H. Mannion, "Viewing attractive or unattractive same-sex individuals changes self-rated attractiveness and face preferences in women", *Animal Behaviour,* 72, 2006, pp. 981-987.

Livi-Bacci, M., "Social-group forerunners of fertility control in Europe", en A. Coale y S. C. Watkins (eds.), *The decline of fertility in Europe,* Princeton University Press, Princeton, 1986, pp. 182-200.

Lloyd, E. A., y M. W. Feldman, "Evolutionary psychology: A view from the evolutionary biology", *Psychological Enquiry,* 13, 2002, pp. 150-156.

Loat, C. S., K. Asbury, M. J. Galsworthy *et al.,* "X inactivation as a source of behavioural differences in monozygotic female twins", *Twin Research,* 7, 2004, pp. 54-61.

Loat, C. S., C. M. Haworth, R. Plomin e I. W. Craig, "A model incorporating potential skewed X-inactivation in MZ girls suggested that X-linked QTLs exist for several social behaviours including Autism Spectrum Disorder", *Annals of Human Genetics,* 72, 2008, pp. 742-751.

Locke, J. L., "Evolutionary developmental linguistics: Naturalization of the faculty of language", *Language Sciences*, 31, 2009, pp. 33-59.

Locke, J. L., y B. Bogin, "Language and life history: A new perspective on the development and evolution of human language", *Behavioral and Brain Sciences*, 29, 2006, pp. 259-280.

Lohmann, H., y M. Tomasello, "The role of language in the development of false belief understanding: A training study", *Child Development*, 74, 2003, pp. 1130-1144.

Loos, R. J. F., C. Derom, R. Eeckels *et al.,* "Length of gestation and birthweight in dizygotic twins", *Lancet,* 358, 2001, pp. 560-561.

Lovejoy, C. O., "The origin of man", *Science,* 211, 1981, pp. 341-350.

Low, B., *Why sex matters: A Darwinian look at human behaviour,* Princeton University Press, Princeton, 2001.

Low, B. S., "Reproductive life in 19th-century Sweden: An evolutionary perspective on demographic phenomena", *Ethology and Sociobiology,* 12, 1991, pp. 411-448.

Lummaa, V., "Reproductive investment in preindustrial humans: The consequences of offspring number, gender and survival", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1977-1983.

———, "Life history theory, longevity and reproduction in humans", en R. I. M. Dunbar y L. Barrett (eds.), *Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 397-413.

Lummaa, V., E. Haukioja, R. Lemmetyinen y M. Pikkola, "Natural selection on human twinning", *Nature,* 1998, pp. 533-534.

Lumsden, C. J., y E. O. Wilson, *Genes, mind and culture,* Harvard University Press, Cambridge, 1981.

Lundy, D. E., J. Tan y M. R. Cunningham, "Heterosexual romantic preferences: The im-

portance of humor and physical attractiveness for different types of relationships", *Personal Relationships,* 5, 1998, pp. 311-325.

Lycett, J. E., y R. I. M. Dunbar, "Abortion rates reflect the optimization of parental investment strategies", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 2355-2358.

Lycett, J., R. I. M. Dunbar y E. Voland, "Longevity and the costs of reproduction in a historical human population", *Proceedings of the Royal Society B,* 267, 2000, pp. 31-35.

Lynch, K. A., y J. B. Greenhouse, "Risk factors for infant mortality in nineteenth century Sweden", *Population Studies,* 48, 1994, pp. 117-134.

Lynn, R., *Race differences in intelligence: An evolutionary analysis,* Washington Summit Publishers, Augusta, 2006.

Lyons, V., y M. Fitzgerald, "Did Hans Asperger (1906-1980) have Asperger Syndrome?", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 37, 2007, pp. 2020-2021.

MacDonald, K., "A perspective on Darwinian psychology", *Ethology and Sociobiology,* 12, 1991, pp. 449-480.

———, "The establishment and maintenance of socially imposed monogamy in Western Europe", *Politics and Life Sciences,* 14, 1995, pp. 3-23.

———, "Evolution, culture and the five factor model", *Journal of Cross-Cultural Psychology,* 29, 1998, pp. 119-145.

Mace, R., "Biased parental investment and reproductive success in Gabbra pastoralists", *Behavoural Ecology and Sociobiology,* 38, 1996, pp. 75-81.

———, "The coevolution of human wealth and inheritance strategies", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 353, 1998, pp. 389-397.

———, "Evolutionary ecology of human life history", *Animal Behaviour,* 59, 2000, pp. 1-10.

———, "The evolutionary ecology of human family size", en R. I. M. Dunbar y L. Barrett (eds.), *The Oxford handbook of evolutionary psychology,* Oxford University Press, Oxford, 2007, pp. 383-396.

Mace, R., y H. Colleran, "Kin influence on the decision to start using modern contraception: A longitudinal study from rural Gambia", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 472-477.

Mace, R., y R. Sear, "Birth interval and the sex of children in a traditional African population: An evolutionary analysis", *Journal of Biosocial Science,* 29, 1997, pp. 499-507.

Mackintosh, N., "Abstraction and discrimination", en C. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition*, MIT Press, Cambridge, 2000, pp. 123-143.

MacWhinney, B., "The emergence of linguistic from in time", *Connection Science*, 17, 2005, pp. 191-211.

Madden, J. R., "Do bowerbirds exhibit cultures?", *Animal Cognition,* 11, 2008, pp. 1-12.

Maestripieri, D., y J. Mateo (eds.), *Maternal effects in mammals*, Chicago University Press, Chicago, 2009.

Magadi, M., N. Madise e I. Diamond, "Factors associated with unfavourable birth outcomes in Kenya", *Journal of Biosocial Science,* 33, 2001, pp. 199-225.

Maisey, D. M., E. L. E. Vale, P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, "Characteristics of male attractiveness for women", *Lancet,* 353, 1999, p. 1500.

Malamuth, N., M. Huppin y B. Paul, "Sexual coercion", en D. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Ltd., Hoboken, 2005, pp. 394-418.

Malina, R. M., y P. H. Buschang, "Anthropometric asymmetry in normal and mentally retarded males", *Annals of Human Biology,* 11, 1984, pp. 515-531.

Malthus, T., *An Essay on the principle of population*, Penguin, Londres, 1798/1985.

Manda, S. O. M., "Birth intervals, breastfeeding and determinants of childhood mortality in Malawi", *Social Science and Medicine,* 48, 1999, pp. 301-312.

Manning, J. T., K. Anderton y S. M. Washington, "Women's waist and the sex ratio of their progeny: Evolutionary aspects of the ideal female body shape", *Journal of Human Evolution,* 31, 1996, pp. 41-47.

Manning, J. T., D. Scutt, J. Wilson y D. Lewis-Jones, "The ratio of 2nd to 4th digit length: A predictor of sperm numbers and concentrations of testosterone, luteinizing hormone and oestrogen", *Human Reproduction,* 13, 1998, pp. 3000-3004.

Manning, J. T., R. L. Trivers, D. Singh y A. Thornhill, "The mystery of female beauty", *Nature,* 399, 1999, pp. 214-215.

Marcus, G., *The birth of the mind: How a tiny number of genes creates of the complexities of human thought*, Basic Books, Nueva York, 2004.

———, "Cognitive architecture and descent with modification", *Cognition*, 101, 2006, pp. 443-465.

Margulis, L., *Origin of eukaryotik cells: Evidence and research implications for a theory of the origin and evolution of microbial, plant, and animal cells on the Precambrian Earth,* Yale University Press, New Haven, 1970.

Margulis, S. W., J. Altmann y C. Ober, "Sex-biased lactational duration in a human population and its reproductive costs", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 32, 1993, pp. 41-45.

Markey, C. N., B. Tinsley, A. J. Ericksen *et al.,* "Preadolescent's perception of female's body size and shape: Evolutionary and social learning perspective", *Journal of Youth and Adolescence,* 31, 2002, pp. 137-147.

Markow, T. A., y J. P. Ricker, "Male size, developmental stability, and mating success in natural populations of three *Drosophila* species", *Heredity,* 69, 1992, pp. 122-127.

Marlowe, F., "Male care and mating effort among Hadza foragers", *Biological Ecology and Sociobiology,* 46, 1999, pp. 57-64.

———, "The patriarch hypothesis", *Human Nature,* 11, 2000, pp. 27-42.

Marlowe, F. W., "Hunter-gatherers and human evolution", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 54-67.

Marlowe, F. W., C. L. Apicella y D. Reed, "Men's preferences for women's profile waist-to-hip ratio in two societies", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 458-468.

Marlowe, F., y A. Westman, "Preferred waist-to-hip ratio and ecology", *Personality and Individual Differences,* 30, 2001, pp. 481-489.

Marsal, K., P. Persson, T. H. L. Larsen *et al.,* "Intrauterine growth curves based on ultrasonically estimated foetal weights", *Acta Paedoatrica,* 85, 1996, pp. 843-848.

Marshall-Pescini, S., y A. Whiten, "Chimpanzees (*Pan troglodytes*) and the question of cumulative culture: An experimental approach", *Animal Cognition,* 11, 2008, pp. 449-456.

Marti, B., J. Toumilehto, V. Saloman *et al.,* "Body fat distribution in the Finnish population: Environmental determinants and predictive power for cardiovascular risk factor level", *Journal of Epidemiological Community Health,* 45, 1991, pp. 131-137.

Mathews, F., P. J. Johnson y A. Neil, "You are what your mother eats: Evidence from maternal preconception diet influencing foetal sex in humans", *Proceedings of the Royal Society B,* 275, 2008, pp. 1661-1668.

Matsuzawa, T., "Field experiments on use of stone tools by chimpanzees in the wild", en R. W. Wrangham, W. C. McGrew, F. B. M. de Waal y P. G. Heltne (eds.), *Chimpanzee cultures*, Harvard University Press, Cambridge, 1994, pp. 351-370.

———, "Phylogeny of intelligence: A view from cognitive behavior of chimpanzees", *IIAS Reports*, 1997-2004, 1997, pp. 17-26.

Maynard-Smith, J., "Group selection and kin selection", *Nature,* 201, 1964, pp. 1145-1147.

———, *Evolution and the theory of games*, Cambridge University Press, Cambridge, 1982.

Maynard-Smith, J., y E. Szathmary, *The major transitions in evolution,* Freeman, Londres, 1995.

Mazella, R., y A. Feingold, "The effect of physical attractiveness, race, socioeconomic status, and gender of defendants and victims on judgments of mock jurors: A meta-analysis", *Journal of Applied Social Psychology,* 24, 1994, pp. 1315-1344.

Mazur, A., J. Mazur y C. E. Keating, "Military rank attainment of a West Point class effects of cadets' physical features", *American Journal of Sociology,* 90, 1984, pp. 125-150.

McAdam, D., "Conceptual origins, current problems, future directions, future decisions", en D. McAdam, J. D. McCarthy y M. N. Zald (eds.), *Comparative perspectives on social movements: Political opportunities, mobilizing structures and cultural framing*, Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 23-41.

McBurney, D. H., y S. A. Streeter, "Waist-to-hip ratios and female attractiveness: Comparing apples, oranges, and pearls", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 15-28.

McCleery, J. M., y G. M. Goodwin, "High and low neuroticism predict different cortisol responses to the combined dexamethasone-CHR test", *Biological Psychiatry*, 49, 2001, pp. 410-415.

McCrae, R., y P. Costa, "Trait explanation in personality psychology", *European Journal of Personality,* 9, 1995, pp. 211-252.

McDermott, J., R. Steketee y J. Wirima, "Mortality associated with multiple gestation in Malawi", *International Journal of Epidemiology,* 24, 1995, pp. 413-419.

McDonough, L., J. L. Mandler, R. D. McKee y L. R. Squire, "The deferred imitation task as a nonverbal measure of declaratibe memory", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 92, 1995, pp. 7580-7584.

McElreath, R., R. Boyd y P. J. Richerson, "Shared norms and the evolution of ethnic markers", *Current Anthropology,* 44, 2003, pp. 122-129.

McElreath, R., y P. Strimling, "When natural selection favours imitation of parents", *Current Anthropology,* 49, 2008, pp. 307-316.

McGrew, W. C., *Chimpanzee material culture: Implication for human evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, 1992.

McManus, C., *Right hand, left hand: The origin of asymmetry in brains, bodies, atoms, and cultures*, Phoenix, Londres, 2002.

McNamara, J. M., y A. I. Houston, "State and value: A perspective from behavioural ecology", en J. C. K. Wells, S. S. Strickland y K. N. Laland (eds.), *Social information transmission and human biology,* CRC Press, Londres, 2006, pp. 59-88.

McNamara, J. M., A. I. Houston, Z. Barta *et al.,* "Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 4061-4066.

Mealey, L., "The Sociobiology of sociopathy: An integrated evolutionary model", *Behavioral and Brain Sciences*, 18, 1995, pp. 523-541.

Meaney, M. J., "Maternal care, gene expression, and the transmission of individual differences in stress reactivity across generations", *Animal Review of Neuroscience*, 2, 2001, pp. 116-192.

Meij, J. J., D. Bodegom, J. B. Ziem *et al.,* "Quality-quantity tradeoff of human offspring under adverse environmental conditions", *Journal of Evolutionary Biology,* 22, 2009, pp. 1014-1023.

Mellars, P., "The impossible coincidence: A single species model for the origins of modern human behavior in Europe", *Evolutionary Anthropology,* 14, 2005, pp. 12-27.

Mellor, C. S., "Dermatoglyphic evidence of fluctuating asymmetry in schizophrenia", *British Journal of Psychiatry,* 160, 1992, pp. 467-472.

Meltzoff, A. N., "What infant memory tells us about infantile amnesia: Long-term recall and deferred imitation", *Journal of Experimental Child Psychology*, 59, 1995, pp. 497-515.

Mendle, J., K. P. Harden, E. Turkheimer *et al.,* "Associations between father absence and age of first sexual intercourse", *Child Development*, 80, 2009, pp. 1463-1480.

Mesoudi, A., "An experimental simulation of the 'copy-successful-individuals' cultural learning strategy: Adaptive landscapes, producer-scrounger dynamics and informational access costs", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 350-363.

Mesoudi, A., y M. J. O'Brien, "The cultural transmission of great basin projectile-point technology I: An experimental simulation", *American Antiquity,* 73 2008, pp. 3-28.

Mesoudi, A., y A. Whiten, "The multiple roles of cultural transmission experiments in

understanding human cultural evolution", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 3489-3501.

Mesoudi, A., A. Whiten y R. Dunbar, "A bias for social information in human cultural transmission", *British Journal of Psychology,* 97, 2006, pp. 405-423.

Meyer, D. A., y M. W. Quong, "The bio-logic of facial geometry", *Nature,* 397, pp. 661-662.

Migliano, A. B., L. Vinicius y M. M. Lahr, "Life history trade-offs explain the evolution of human pygmies", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 20216-20219.

Milinski, M., "Tit for tat and the evolution of cooperation in sticklebacks", *Nature*, 325, 1987, pp. 433-435.

———, "No alternative to tit-for-tat cooperation in sticklebacks", *Animal Behaviour,* 39, 1990, pp. 989-991.

Mill, H. y M. Tomasello, "Cooperation and human cognition: The Vygotskian intelligence hypothesis", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 639-649.

Miller, E. K., y J. D. Cohen, "An integrative theory of prefrontal cortex function", *Annual Review of Neuroscience,* 24, 2001, pp. 167-202.

Miller, G., "How mate choice shaped human nature: A review of sexual selection and human evolution", en C. Crawford y D. Krebs (eds.), *Handbook of evolutionary psychology: Ideas, issues, and applications,* Lawrence Erlbaum Associates, Hoboken, 1998, pp. 87-129.

———, *The mating mind: How sexual choice shaped the evolution of human nature,* Doubleday, Nueva York, 2000.

———, "Sexual selection for moral virtues", *Quarterly Review of Biology,* 82, 2007, pp. 97-125.

Millikan, R. G., *White Queen psychology and other essays for Alice*, MIT Press, Cambridge, 1993.

Milner, B., "Some effects of frontal lobectomy in man", en J. M. Warren y K. Akert (eds.), *The frontal granular cortex and behavior*, McGraw-Hill, Nueva York, 1964, pp. 313-334.

Mircea, C. N., M. E. Lujan y R. A. Pierson, "Metabolic fuel and clinical implications for female reproduction", *Journal of Obstetrics and Gynaecology Canada*, 29, 2007, pp. 887-902.

Misra, A., y N. Vikram, "Clinical and pathophysiological consequences of abdominal adiposity and abdominal adipose tissue depots", *Nutrition,* 19, 2003, pp. 456-457.

Mithen, S., *The prehistory of the mind: The cognitive origins of art, religion and science,* Thames & Hudson, Londres, 1996.

———, "Handaxes and ice age carvings: Hard evidence for the evolution of consciousness", en S. R. Hammerhof, A. W. Kazsniak y D. J. Chalmers (eds.), *Towards a science of consciousness III*, MIT Press, Cambridge, 1999, pp. 281-296.

Mock, D., H. Drummond y C. Stinson, "Avian siblicide", *American Scientist,* 78, 1990, pp. 438-449.

Mock, D., y G. A. Parker, *The evolution of sibling rivalry,* Oxford University Press, Nueva York, 1997. Moghadam, A., "Palestinian suicide terrorism in the Second Intifada: Mo-

tivations and organizational aspects", *Studies in Conflict and Terrorism,* 26, 2003, pp. 65-92.

Møller, A. P., "Developmental instability of plants and radiation from Chernobyl", *Oikos,* 81, 1998, pp. 444-448.

Møller, A. P., y C. Zamora-Muñoz, "Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle", *Animal Behaviour,* 54, 1509-1515.

Møller, A. P., P. Christie y E. Lux, "Parasites differentially increase the degree of fluctuating asymmetry in secondary sexual characters", *Journal of Evolutionary Biology,* 5, 1992a, pp. 691-699.

———, "Parasitism, host immune function, and sexual selection", *Quarterly Review of Biology,* 74, 1999, pp. 3-74.

Møller, A. P., y J. P. Swaddle, "Females prefer large and symmetrical ornaments", *Nature,* 357, 1992b, pp. 238-240.

———, *Asymmetry, developmental stability, and evolution*, Oxford UP, Nueva York, 1997.

Møller, A. P., y R. Thornhill, "Female preference for apparently symmetrical ornaments in the barn swallow *Hirundo rustica*", *Behavioural Ecology and Sociobiology,* 32, 1993, pp. 371-376.

———, "A meta-analysis of the heritability of developmental stability", *Journal of Evolutionary Biology,* 10, 1997, pp. 1-16.

Monden, C. W. S., y J. Smits, "Maternal height and child mortality in 42 developing countries", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 305-311.

Monod, J. L., *Chance and necessity: An essay on the natural philosophy of modern biology*, Random House, Nueva York, 1972/1988.

Montgomery, M. R., y J. B. Casterline, "Social learning, social influences, and new models of fertility", *Population and Development Review,* 22, 1996, pp. 151-175.

Moore, F., C. Cassidy, M. Smith y D. Perrett, "The effects of female control of resources on sex-differentiated mate preferences", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 193-205.

Moran, C., E. Hernandez, J. E. Ruiz *et al.,* "Upper body obesity and hyperinsulinemia are associated with anovulation", *Gynecologic and Obstetric Investigation,* 47, 1999, pp. 1-5.

Morgan, G., y J. Kegl, "Nicaraguan Sign Language and Theory of Mind: The issue of critical periods and abilities", *Journal of Child Psychology and Psychiatry,* 47, 2006, pp. 811-819.

Mueller, U., "Is there a stabilizing selection around average fertility in modern human populations?", *Population and Development Review,* 27, 2001, pp. 469-498.

Muhuri, P. K. y S. H. Preston, "Effects of family composition on mortality differentials by sex among children in Matlab, Bangladesh", *Population Development Review,* 17, 1991, pp. 415-434.

Mulcahy, N. J., y J. Call, "How great apes perform on a modified trap-tube task", *Animal Cognition*, 9, 2006, pp. 193-199.

Muller, M. N., F. W. Marlowe, R. Bugumba y P. T. Ellison, "Testosterone and paternal

care in East African foragers and pastoralists", *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2009, pp. 347-354.

Murdock, G. P., "Ethnographic atlas", University of Pittsburgh Press, Pittsburgh, 1976.

Murdock, G. P. y D. R. White, "Standard cross-cultural sample", *Ethnology*, 8, pp. 329-369.

Musek, J., "A general factor of personality", *Journal of Research in Personality*, 41, 2007, pp. 1213-1233.

Mussap, A., "Waist-to-hip ratio and unhealthy body change in women", *Sex Roles*, 56, 2006, pp. 33-43.

Nagell, K., R. Olguin y M. Tomasello, "Processes of social learning in the tool use of chimpanzees *(Pan troglodytes)* and human children *(Homo sapiens)*", *Journal of Comparative Psychology*, 107, 1993, pp. 174-186.

Nakahashi, W., "The evolution of conformist transmission in social learning with the environment changes periodically", *Theoretical Population Biology*, 72, 2007, pp. 52-66.

Neave, N., S. Laing, B. Fink y J. T. Manning, "Second to fourth digit ratio, testosterone and perceived male dominance", *Proceedings of the Royal Society B*, 270, pp. 2167-2172.

Nelissen, R. M. A., "The price you pay: Cost-dependent reputation effects of altruistic punishment", *Evolution and Human Behavior*, 29, 2008, pp. 242-248.

Nelson, E., y R. Hogan, "Coaching the dark side", *International Coaching Psychology Review*, 4, 2009, pp. 7-19.

Nelson, L. D., y E. L. Morrison, "The symptoms of resource scarcity: Judgments of food and finances influence preference for potential partners", *Psychological Science*, 16, 2005, pp. 167-173.

Nesse, R. M., "Cliff-edged fitness functions and the persistence of schizophrenia", *Behavioural and Brain Sciences*, 27, 2004, pp. 862-863.

Nesse, R., y G. C. Williams, *Why we get sick: The new science of Darwinian medicine*, Vintage Books, Nueva York, 1996.

Nettle, D., *Strong imagination: Madness, creativity and human nature*, Oxford University Press, Oxford, 2001.

———, "Height and reproductive success in a cohort of British men", *Human Nature*, 13, 2002, pp. 473-491.

———, "Women's height, reproductive success and the evolution of sexual dimorphism in modern humans", *Proceedings of the Royal Society B*, 269, 2002, pp. 1919-1923.

———,"An evolutionary approach to the extraversion continuum", *Evolution and Human Behavior*, 26, 2005, pp. 363-373.

———,"The evolution of personality variation in humans and other animals", *American Psychologist*, 6, 2006, pp. 622-631.

Nettle, D., D. A. Coall y T. E. Dickins, "Birthweight and paternal involvement affect the likelihood of teenage motherhood: Evidence from the British National Child Development Study", *American Journal of Human Biology*, 22, 2010, pp. 1583-1591.

Nettle, D., y T. V. Pollet, "Natural selection on male wealth in humans", *American Naturalist,* 172, 2008, pp. 658-666.

New Scientist, "Video game helps detect depression", *New Scientist,* 18, 10 de marzo de 2007.

Newson, L., T. Postmes, S. E. G. Lea *et al.,* "Influences on communication about reproduction: The cultural evolution of low fertility", *Evolution and Human Behaviour,* 23, 2007, pp. 199-210.

Newson, L., T. Postmes, S. E. G. Lea y P. Webley, "Why are modern families small? Toward an evolutionary and cultural explanation for the demographic transition", *Personality and Social Psychology Review,* 9, 2005, pp. 360-375.

Newton, G., "The case of the biparental mole", *Wellcome News,* 2001, pp. 18-19.

Nicholls, R. D., S. Saitoh y B. Horsthemke, "Imprinting in Prader-Willi and Angelman syndromes", *Trends in Genetics,* 14, 1998, pp. 194-200.

Nielsen, M., E. Collier-Baker, J. M. Davis y T. Suddendorf, "Imitation recognition in a captive chimpanzee (*Pan troglodytes*)", *Animal Cognition,* 8, 2005, pp. 31-36.

Nielsen, R., I. Hellmann, M. Hubisz *et al.,* "Recent and ongoing selection in the human genome", *Nature Review of Genetics,* 8, 2007, pp. 857-868.

Nielsen, M., T. Suddendorf y V. Slaughter, "Mirror self-recognition beyond the face", *Child Development*, 77, 2006, pp. 176-185.

Nikiforakis, N., "Punishment and counter-punishment in public good games: Can we really govern ourselves?", *Journal of Public Economics,* 92, 2008, pp. 91-112.

Noordwijk, A. J. van y G. de Jong, "Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics", *American Naturalist,* 128, 1986, pp. 137-142.

Nowak, M. A., J. B. Plotkin y V. A. A. Jansen, "The evolution of syntactic communication", *Nature,* 404, 2000, pp. 495-498.

Nowak, M. A., y K. Sigmund, "The dynamics of indirect reciprocity", *Journal of Theoretical Biology,* 194, 1998, pp. 561-574.

———, "Evolution of indirect reciprocity", *Nature,* 437, 2005, pp. 1291-1298.

Nybo Andersen, A., J. Wohlfahrt, P. Christens *et al.,* "Maternal age and fetal loss: Population-based register linkage study", *British Medical Journal,* 320, 2000, pp. 1708-1712.

O'Connell, S. M., *Theory of mind in chimpanzees,* tesis de doctorado, University of Liverpool, 1995.

O'Connell, H., y M. Fitzgerald, "Did Alan Turing have Asperger's Syndrome?", *Irish Journal of Psychological Medicine,* 20, 2003, pp. 28-31.

O'Gorman, O., J. Henrich y M. van Vugt, "Constraining free-riding in public good games: Designated solitary punishers can sustain human cooperation", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2008, pp. 323-329.

O'Keefe, J. H., y L. Cordain, "Cardiovascular disease resulting from a diet and lifestyle at odds with our Paleolithic genome: How to become a 21st-century hunter-gatherer", *Mayo Clinic Proceedings,* 79, 2004, pp. 101-108.

O'Riordan, M., y F. Passetti, "Discrimination in autism within different sensory modalities", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 36, 2006, pp. 665-675.

O'Toole, A. J., K. A. Deffenbacher, D. Valentine *et al.,* "The perception of face gender: The role of stimulus structure in recognition and classification", *Memory and Cognition,* 26, 1998, pp. 146-160.

O'Toole, A. J., T. Price, T. Vetter *et al.,* "3D shape and 2D surface texture of human faces: The role of 'averages' in attractiveness and age", *Image and Visual Computing,* 18, 1999, pp. 9-19.

Odling-Smee, F. J., K. N. Laland y M. W. Feldman, "Niche construction: The neglected process in evolution", *Monographs in Population Biology,* 37, Princeton University Press, Princeton, 2003.

Ohtsuki, H., Y. Iwasa y M. A. Nowak, "Indirect reciprocity provides only a narrow margin for efficiency for costly punishment", *Nature,* 457, 2009, pp. 79-82.

Oldroyd, D. R., *Darwinian impacts: An introduction to the Darwinian revolution,* Open University Press, Milton Keynes, 1980.

Olson, M., *The logic of collective action: Public goods and the theory of groups,* Harvard University Press, Cambridge, 1965.

Ostrom, E., "Collective action and the evolution of social norms", *Journal of Economic Perspectives*, 14, 2000, pp. 137-158.

Ostrom, E., J. Walker y R. Gardner, "Covenants with and without a sword: Self governance is possible", *American Political Science Review,* 86, 1992, pp. 404-417.

Oswald, L. M., P. Zandi, G. Nestadt *et al.,* "Relationship between cortisol responses to stress and personality", *Neuropsycholopharmacology,* 31, 2006, pp. 1583-1591.

Packer, C., "Male dominance and reproductive activity in *Papio anubis", Animal Behavior*, 27, 1979, pp. 37-45.

Page, T., L. Putterman y B. Unel, "Voluntary association in public goods experiments: Reciprocity, mimicry and efficiency", *The Economic Journal,* 115, 2005, pp. 1032-1053.

Pagel, M., Q. D. Atkinson y A. Meade, "Frequency of word-use predicts rates of lexical evolution throughout Indo-European history", *Nature,* 449, 2007, pp. 717-720.

Panchanathan, K., y R. Boyd, "Indirect reciprocity can stabilize cooperation without the second-order free rider problem", *Nature,* 432, 2004, pp. 499-502.

Parker, G. A., y J. M. Smith, "Optimality theory in evolutionary biology", *Nature,* 348, 1990, pp. 27-33.

Parker, S. T., y M. L. McKinney, *Origins of intelligence: The evolution of cognitive development in monkeys, apes and humans,* The John Hopkins University Press, Baltimore, 1999.

Parkinson, K. N., M. J. Tovée y E. M. Cohen-Tovée, "Body shape perceptions of preadolescent and young adolescent children", *European Eating Disorders Review,* 6, 1998, pp. 126-135.

Parsons, P. A., "Fluctuating asymmetry: A biological monitor of environmental and genomic stress", *Heredity,* 68, 1992, pp. 361-364.

Partridge, L., y R. Sibly, "Constrains on the evolution of life histories", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 332, 1991, pp. 3-13.

Passemard, L., *Les statuettes fémenines Paléolithiques dites Vénus stéatopyges*, Teissier, Nîmes, 1938.

Patzer, G. L., *Physical attractiveness phenomena,* Plenum Press, Nueva York, 1985.

———, *The power and paradox of physical attractiveness,* Brown Walker Press, Boca Raton, 2002.

Peccei, J. S., "A critique of the grandmother hypothesis: Old and new", *American Journal of Human Biology,* 13, 2001, pp. 434-452.

Peelen, M. V., y P. E. Downing, "Selectivity for the human body in the fusiform gyrus", *Journal of Neurophysiology,* 93, 2005, pp. 803-808.

———, "The neural basis of visual body perception", *Nature Reviews: Neuroscience,* 8, 2007, pp. 636-648.

Peelen, M. V., A. J. Wiggett y P. E. Downing, "Patterns of fMRI activity dissociate overlapping functional brain areas that respond to biological motion", *Neuron,* 49, 2006, pp. 815-822.

Penn, D. J., y K. R. Smith, "Differential fitness costs of reproduction between the sexes", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 553-558.

Pennington, R., y H. Harpending, "Fitness and fertility among Kalahari !Kung", *American Journal of Physical Anthropology,* 77, 1988, pp. 303-319.

———, *The structure of an African pastoralist community: Demography, history and ecology of the Ngamiland Herero,* Clarendon Press, Oxford, 1993.

Penton-Voak, I. S., y H. Chang, "Attractiveness judgments of individuals vary across emotional expression and movement conditions", *Journal of Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 89-100.

Penton-Voak, I. S., A. Jacobson y R. Trivers, "Populational differences in attractiveness judgments of male and female faces: Comparing British and Jamaican samples", *Evolution and Human Behavior,* 25, 2004, pp. 355-370.

Penton-Voak, I. S., B. C. Jones, A. C. Little *et al.,* "Symmetry, sexual dimorphism in facial proportions and male facial attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1617-1623.

Penton-Voak, I. S., A. C. Little, B. C. Jones *et al.,* "Female condition influences preferences for sexual dimorphism in face of male humans (*Homo Sapiens*)", *Journal of Computational Psychology,* 117, 2003, pp. 264-271.

Penton-Voak, I. S. y D. I. Perrett, "Female preference for male faces changes cyclically: Further evidence", *Evolution and Human Behavior,* 21, 2000, pp. 39-48.

Penton-Voak, I. S., D. I. Perrett, D. L. Castles *et al.,* "Menstrual cycle after face preference", *Nature,* 399, 1999, pp. 741-742.

Pereira, M. E., y L. A. Fairbanks, *Juvenile primates: Life history, development, and behaviour,* Oxford University Press, Oxford, 2002.

Perrett, D. I., D. M. Burt, I. S. Penton-Voak *et al.,* "Symmetry and human facial attractiveness", *Evolution and Human Behaviour,* 20, 1999, pp. 295-307.

Perrett, D. I., K. J. Lee, I. Penton-Voak *et al.,* "Effects of sexual dimorphism on facial attractiveness", *Nature,* 394, 1998, pp. 884-887.

Perrett, D. I., K. A. May y Yoshikawa, "Facial shape and judgments of female attractiveness", *Nature,* 368, 1994, pp. 239-242.

Perrett, D. I., I. Penton-Voak, A. C. Little *et al.,* "Facial attractiveness judgments reflect learning of parental age characteristics", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 873-880.

Perry, G. H., y N. J. Dominy, "Evolution of the human pygmy phenotype", *Trends in Ecology and Evolution,* 24, 2009, pp. 218-225.

Perry, S., "Are nonhuman primates likely to exhibit cultural capacities like those of humans?", en K. N. Laland y B. G. Galef (eds.), *A question of animal culture,* Harvard University Press, Cambridge, 2009, pp. 247-268.

Perry, S., M. Panger, L. M. Rose *et al.,* "Traditions in wild whitefaced capuchin monkeys", en D. M. Fragaszy y S. Perry (eds.), *The biology of traditions: Models and evidence,* Cambridge University Press, Cambridge, 2003, pp. 391-425.

Perusse, D., "Cultural and reproductive success in industrial societies: Testing the relationship at the proximate and ultimate levels", *Behavioral and Brain Sciences,* 16, 1993, pp. 267-323.

Peskin, J., "Ruse and representations: On children's ability to conceal information", *Developmental Psychology*, 28, 1992, pp. 84-89.

Peters, A., "Testosterone treatments immunosuppressant in superb fairy wrens, yet free-living males with high testosterone are more immunocompetent", *Proceedings of the Royal Society B,* 267, 2000, pp. 883-889.

Peters, M., G. Rhodes y L. W. Simmons, "Contributions of the face and body to overall attractiveness", *Animal Behavior,* 73, 2007, pp. 937-942.

Petrie, M., y B. Kempenaers, "Extra-pair paternity in birds: Explaining variation between species and populations", *Trends in Ecology and Evolution,* 13, 1998, pp. 52-58.

Pettifor, R. A., C. M. Perrins y R. H. McCleery, "The individual optimization of fitness: Variation in reproductive output, including clutch size, mean nestling mass and offspring recruitment, in manipulated broods of Great Tits *Parus major*", *Journal of Animal Ecology,* 70, 2001, pp. 62-69.

J. Piazza y J. M. Bering, "The effects of perceived anonymily on altruistic punishment", *Evolutionalry Psichology,* 6, 2008, pp. 487-501.

Pika, S., y K. Zuberbuhler, "Social games between bonobos and humans: Evidence for shared intentionality?", *American Journal of Primatology,* 69, 2007, pp. 1-6.

Pilowsky, T., N. Yirmiya, S. Arbelle y T Mozes, "Theory of mind abilities of children with schizophrenia, children with autism, and normally developing children", *Schizophrenia Research,* 42, 2000, pp. 145-155.

Pinker, S., *How the mind works,* Penguin, Londres, 1997.

Pinker, S., y P. Bloom, "Natural language and natural selection", *Behavioral and Brain Sciences,* 13, 1990, pp. 707-784.

Pittenger, J. B., "On the difficulty of averaging faces: Comments on Langlois and Roggman", *Psychological Science,* 2, 1991, pp. 351-353.

Plotkin, H., *Evolution in mind: An introduction to evolutionary psychology,* Penguin, Londres, 1997.

———, *Evolutionary thought in psychology: A brief history,* Blackwell, Londres, 2004.

Plotnik, J., F. B. M. de Waal y D. Reiss, "Self-recognition in an Asian elephant", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 103, 2006, pp. 17053-17057.

Polak, M., *Developmental instability: Causes and consequences*, Oxford UP, Nueva York, 2003.

Post, D. J. van der, y P. Hogeweg, "Diet traditions and cumulative cultural processes as side-effects of grouping", *Animal Behavior,* 75, 2008, pp. 133-144.

Povinelli, D. J., *Folk physics for apes: The chimpanzee's theory of how the world works,* Oxford University Press, Oxford, 2000, p. 20.

Povinelli, D., y T. J. Eddy, "Factors of influencing young chimpanzees' (*Pan troglodytes*) recognition of attention", *Journal of Psychology*, 110, 1996, pp. 336-345.

Povinelli, D., K. R. Landau y H. K. Perilloux, "Self-recognition in young children using delayed versus live feedback: Evidence of a developmental asynchrony", *Child Development*, 67, 1996, pp. 1540-1554.

Povinelli, D. J., y B. B. Simon, "Young's children's understanding of briefly versus extremely delayed images of the self: Emergence of the autobiographical stance", *Developmental Psychology,* 34, 1998, pp. 188-194.

Powell, A., S. Shennan y M. G. Thomas, "Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior", *Science,* 324, 2009, pp. 1298-1301.

Premack, D., "Human and animal cognition: Continuity and discontinuity", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 104, 2007, pp. 13861-13867.

Preuss, T. M., "What's human about the human brain?", en M. S. Gazzaniga (ed.), *The new cognitive neurosciences*, MIT Press, Boston, 2000, pp. 1355-1363.

———, "Specializations of the human visual system: The monkey model meets human reality", en J. H. Kaas y C. E. Collins (eds.), *The primate visual system*, CRC Press, Boca Raton, FL, 2004, pp. 231-361.

Price, M. E., "Selection and covariance", *Nature,* 227, 1970, pp. 520-521.

———, "Pro-community altruism and social status in Schuar village", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 191-208.

Price, M. E., "Monitoring, reputation and 'greenbeard' reciprocity in a Shuar work team", *Journal of Organizational Behavior,* 27, 2006, pp. 201-219.

Price, G. R., "Extension of covariance selection mathematics", *Annals of Human Genetics*, 35, 1972, pp. 485-490.

———, "Punitive sentiment among the Shuar and in industrialized societies: Cross-cultural similarities", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 279-287.

Price, G. R., "The resurrection of group selection as a theory of human cooperation", *Social Justice Research,* 21, 2008, pp. 228-240.

Price, M. E., L. Cosmides y J. Tooby, "Punitive sentiment as an anti-free psychological device", *Evolution and Human Behavior,* 23, 2002, p. 203-231.

Prior, H., A. Schwarz y O. Güntürkün, "Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): Evidence of self-recognition, *Plos Biol,* 6, 2008, p. e202.

Provost, M. P., N. F. Troje y V. L. Quinsey, "Short-term mating strategies and attraction to masculinity in point-light walkers", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 65-69.

Puce, A., y D. Perrett, "Electrophysiology and brain imaging of biological motion", *Philosophical Transaction of the Royal Society B,* 358, 2003, pp. 435-445.

Puhl, R. M., y F. J. Boland, "Predicting female physical attractiveness: Waist-to-hip ratio versus thinness", *Psychology, Evolution and Gender,* 3, 2001, pp. 27-46.

Putte, B., K. Matthijs van de y R. Vlietinck, "A social component in the negative effects of sons on maternal longevity in pre-industrial humans", *Journal of Biosocial Science,* 36, 2004, pp. 289-297.

Puts, D. A., "Menstrual phase and mating context affects women's preferences for male voice pitch", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 388-397.

Quartert, D., *The Ottoman Empire, 1700-1922,* Cambridge University Press, Cambridge, 2000.

Queller, D. C., "Kinship, reciprocity, and synergism in the evolution of social behavior", *Nature,* 318, 1985, pp. 366-367.

Queller, D. C., E. Ponte, S. Bozzaro y J. E. Strassmann, "Single-gene greenbeard effects in the social amoeba *Dictyostelium discodeum*", *Science,* 299, 2003, pp. 105-106.

Quinlan, R. J., "Human parental effort and environmental risk", *Proceedings of the Royal Society B,* 247, 2007, pp. 121-125.

Quinlan, R. J., M. B. Quinlan y M. V. Flinn, "Local resource enhancement and sex-biased breastfeeding in a Caribbean community", *Current Anthropology,* 46, 2005, pp. 471-480.

Rainey, P. B., y K. Rainey, "Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations", *Nature,* 425, 2003, pp. 72-74.

Rand, D. G., H. Ohtsuki y M. A. Nowak, "Direct reciprocity with costly punishment: Generous tit-for-tat prevails", *Journal of Theoretical Biology,* 256, 2009, pp. 45-57.

Randerson, J., "All in the mind? Suspicion is growing that one of the most common human parasites in the world is messing with our minds", *New Scientist,* 10, 26 de octubre de 2002.

Ranganath, C., y G. Rainer, "Cognitive neuroscience: Neural mechanism for detecting and remembering novel events", *Nature Reviews Neuroscience*, 4, 2003, pp. 193-202.

Read, D. W., "Working memory: A cognitive limit to non-human primate recursive thinking prior to hominid evolution", *Evolutionary Psychology*, 6, 2008, pp. 676-714.

Reader, S., y K. Laland, "Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 2002, pp. 4436-4441.

Reader, S. M., J. R. Kendal y K. N. Laland, "Social learning through local enhancement in wild guppy fish in Trinidad", *Animal Behavior,* 66, 2003, pp. 729-739.

Rebuffé-Scrive, M., "Metabolic differences in deposits", en C. Bouchhard y F. E. Johnston (eds.), *Fat distribution during growth and later health outcomes,* Alan R. Liss, Nueva York, 1988, pp. 163-173.

———, "Neuroregulation of adipose tissue: Molecular and hormonal mechanisms", *International Journal of Obesity,* 15, 1991, pp. 83-86.

Reiches, M. W., P. T. Ellison, S. F. Lipson *et al.,* "Pooled energy budget and human life history", *American Journal of Human Biology,* 21, 2009, pp. 421-429.

Reiss, D., y L. Marino, "Mirror self-recognition in the bottlenose dolphin: A case of cognitive convergence", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 98, 2001, pp. 5937-5942.

Rendell, L., R. Boyd, D. Cownden *et al.,* "Why copy others? Insights from the Social Learning Strategies Tournament", *Science,* 328, 2010, pp. 208-213.

Rendell, L. E., y H. Whitehead, "Culture in whales and dolphins", *Behavioral and Brain Sciences,* 24, 2001, pp. 309-382.

Rentschler, I., M. Jüttner, A. Unzicker y T. Landis, "Innate and learned components of human visual preference", *Current Biology,* 9, 1999, pp. 665-671.

Revel-Macdonald, N., y N. Leyenaar, "Dayak and Kalimantan masks", *Drama Review: TDR,* 26, 1982, pp. 70-72.

Rhodes, G., "The evolutionary psychology of facial beauty", *Annual Review of Psychology,* 57, 2006, pp. 199-226.

Rhodes, G., J. Chan, L. A. Zebrowitz y L. W. Simmons, "Does sexual dimorphism in human faces signal health?", *Proceedings of the Royal Society B,* 270, 2003, pp. S93-S95.

Rhodes, G., C. Hickford y L. Jeffery, "Sex-typicality and attractiveness: Are supermale and superfemale faces super-attractive?" *British Journal of Psychology,* 91, 2000, pp. 125-140.

Rhodes, G., F. Proffitt, J. M. Grady y A. Sumich, "Facial symmetry and the perception of beauty", *Psychonomic Bulletin and Review,* 5, 1998, pp. 659-669.

Rhodes, G., J. Roberts y L. Simmons, "Reflections on symmetry and attractiveness", *Psychology of Evolution and Gender*, 1, 1999, pp. 279-295.

Rhodes, G., A. Sumich y G. Byatt, "Are average facial configurations attractive only because of their symmetry", *Psychological Science,* 10, 1999, pp. 52-58.

Rhodes, G., y T. Tremewan, "Averageness, exaggeration, and facial attractiveness", *Psychological Science,* 7, 1996, pp. 105-110.

Rhodes, G., L. A. Zebrowitz, A. Clark *et al.,* "Do facial averageness and symmetry signal health?", *Evolution and Human Behavior,* 22, 2001, pp. 31-46.

Rice, P. C., "Prehistoric Venuses: Symbols of motherhood or womanhood?" *Journal of Anthropological Research,* 37, 1982, pp. 402-414.

Richardson, R. C., *Evolutionary psychology as maladapted psychology,* MIT Press, Cambridge, 2007.

Richerson, P. J., y R. Boyd, "A simple dual inheritance model of the conflict between social and biological evolution", *Zygon*, 11, 1976, pp. 254-262.

———, "The evolution of subjective commitment to groups: A tribal instincts hypothesis" en R. M. Nesse (ed.), *Evolution and the capacity for commitment,* Russell Sage Foundation, Nueva York, 2001, pp. 186-220.

———, *Not by genes alone: How culture transformed human evolution*, University of Chicago Press, Chicago, 2005.

Richerson, P. J., R. Boyd y J. Henrich, "Gene-culture co-evolution in the age of genomics", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 107, 2010, pp. 8985-8992.

Ridley, M., *Nature via nature,* HarperCollins, Nueva York, 2003.

———, *Evolution*, Blackwell Publishing, Oxford, 2004.

Riggio, E., H. S. Friedman y M. R. DiMatteo, "Nonverbal greetings: Effects of the situation and personality", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 7, 1981, pp. 682-689.

Rilling, J. K., T. L. Kaufman, E. O. Smith *et al.,* "Abdominal depth and waist circumference as influential, determinants of human female attractiveness", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 21-31.

Rim, Y., "Impulsivity, venturesomeness, empathy and schizotypy", *Personality and Individual Differences,* 17, 1994, pp. 853-854.

Risch, T. S., F. S. Dobson y J. O. Murie, "Is mean litter size the most productive? A test in Columbian ground squirels", *Ecology,* 76, 1995, pp. 1643-1654.

Robins, R. W., A. Caspi y T. E. Moffitt, Two personalities, one relationship: Both partners' personality traits shape the quality of their relationship", *Journal of Personality and Social Psychology,* 79, 2000, pp. 251-259.

———, " "It's not just who you're with, it's who you are: Personality and relationship experiences across multiple relationships", *Journal of Personality,* 70, 2002, pp. 925-964.

Rockenbach, B., y M. Milinski, "The efficient interaction of indirect reciprocity and costly punishment", *Nature,* 444, 2006, pp. 718-723.

Roff, D. A., *The evolution of life histories,* Chapman y Hall, Nueva York, 1992.

———, *Life history evolution,* Sinauer Associates, Sunderland, 2002.

Rogers, A., "Does biology constrain culture?", *American Anthropology,* 90, 1988, pp. 819-831.

Rogers, D. S., y P. R. Ehrlich, "Natural selection and cultural rates of change", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 105, 2008, pp. 2416-3420.

Roldan, E. R. S., J. Cassinello, T. Abaigar y M. Gomendio, "Inbreeding, fluctuating asymmetry and ejaculate quality in endangered ungulate", *Proceedings of the Royal Society B,* 265, 1998, pp. 243-248.

Roney, J. R., K. N. Hanson, K. M. Durante y D. Maestripieri, "Reading men's faces: Women's mate attractiveness judgments track men's testosterone and interest in infants", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 2169-2175.

Roney, J. R., y Z. L. Simmons, "Women's estradiol predicts preference for facial cues of men's testosterone", *Hormones and Behavior,* 53, 2008, pp. 14-19.

Rose, M. R., y G. V. Lauder, *Adaptation,* Academic Press, San Diego, 1996.

Rosenberg, N., J. K. Pritchard, J. L. Weber *et al.,* "Genetic structure of human populations", *Science,* 298, 2002, pp. 2381-2385.

Rothstein, S. I., "Reciprocal altruism and kin selection are not clearly separable phenomena", *Journal of Theoretical Biology,* 87, 1980, pp. 255-261.

Rotkirch, A., "All that she wants is a(nother) baby? Longing for children as a fertility incentive of growing importance", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007, pp. 89-101.

Rozmus-Wrzesinska, M., y B. Pawlowski, "Men's rating of female attractiveness are influenced more by changes in female waist size compared with changes in hip size", *Biological Psychology,* 68, 2005, pp. 299-308.

Rueden, C. von, M. Gurven y H. Kaplan, "The multiple dimensions of male social status in an Amazonian society", *Evolution and Human Behavior,* 29, pp. 402-415.

Ruffman, T., L. Slade y E. Crowe, "The relation between children's and mothers' mental state language and theory of mind understanding", *Child Development*, 73, 2002, pp. 734-751.

Rupp, H. A., T. W. James, E. D. Ketterson *et al.,* "Neural activation in women in response to masculinized male faces: Mediation by hormones and psychosexual factors", *Evolution and Human Behavior,* 30, 2009, pp. 1-10.

Rushton, J., "Differential K theory", *Personality and Individual Differences,* 6, 1985, pp. 441-452.

Rushton, J., *Race, evolution and behaviour: A life history perspective,* CDRI, Port Huron, 2000.

Rushton, J., y A. Jensen, "Thirty years of research on race differences in cognitive ability", *Psychology, Public Policy and Law,* 2005, pp. 235-294.

Rushton, J. P., "Genetic similarity, mate choice, and group selection", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 255-261.

Rushton, J., T. Bons y Y. M. Hur, "The genetics and evolution of a general factor of personality", *Journal of Research in Personality,* 42, 2008, pp. 1173-1185.

Russel, A. F., y J. Wright, "Avian mobbing: Byproduct mutualism not reciprocal altruism", *Trends in Ecology and Evolution,* 24, 2008, pp. 3-4.

Russel, R., "Sex, beauty, and the relative luminance of facial features", *Perception,* 32, 2003, pp. 1093-1107.

Russell, J., N. Mauthner, N. Sharpe y T. Tidswell, "The 'window tasks' as a measure of strategic deception in preschoolers and autistic subjects", *British Journal of Developmental Psychology*, 9, 1991, pp. 331-349.

Russo, L., *The forgotten revolution*, Springer Verlag, Berlín, 2004.

Rutstein, S. O., *Infant and child mortality: Levels, trends and demographic differentials (revised edition). World fertility survey, comparative studies,* núm. 43, International Statistic Institute, Voorburg, 1984.

Saad, G., y T. Gill, "Application of evolutionary psychology in marketing", *Psychology and Marketing,* 17, 2000, pp. 1005-1034.

Sabeti, P. C., P. Varilly, B. Fry *et al.,* "Genome-side detection and characterization of positive selection in human populations", *Nature,* 499, 2007, pp. 913-918.

Sabeti, P. C., S. F. Schaffner, B. Fry *et al.,* "Positive natural selection in the human lineage", *Science,* 16, 2006, pp. 1614-1620.

Salmon, C., "Birth order and relationships: Family, friends, and sexual partners", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 73-88.

Salmon, C., y C. Crawford, "Anorexic behaviour, female competition and stress: Developing the female competition stress test", *Evolutionary Psychology,* 6, 2008, pp. 96-112.

Salmon, C., C. Crawford, L. Dane y O. Zuberbier, "Ancestral mechanisms in modern environments", *Human Nature,* 19, 2008, pp. 103-117.

Salmon, C. A., y M. Daly, "Birth order and familial sentiment: Middleborns are different", *Evolution and Human Behaviour,* 19, 1998, pp. 299-312.

Salzano, F. M., y S. M. Callegari-Jacques, *South American Indians: A case study in evolution,* Clarendon Press, Oxford, 1988.

Samuels, C. A., G. Butterworth, T. Roberts *et al.,* "Facial aesthetics: Babies prefer attractiveness to symmetry", *Perception,* 23, 1994, pp. 823-831.

Samuels, R., "Evolutionary psychology and the massive modularity hypothesis", *British Journal of the Philosophy of Science*, 49, 1998, pp. 575-602.

———, "Massively modular minds: The evolutionary psychology account of cognitive architecture", en P. Carruthers y A. Chamberlain, *Evolution and the human mind: Modularity, language and meta-cognition,* Cambridge University Press, Cambridge, 2000, pp. 13-46.

Sandars, N. K., *Prehistoric art in Europe,* Penguin Books, Baltimore, 1968.

Sapolsky, R. M., y L. J. Share, "A pacific culture among wild baboons: Its emergence and transmission", *PLoS Biology,* 2, 2004, p. e106.

Sass, L. A., *Madness and modernism,* Basic Books, Nueva York, 1992.

Schaik, C. P. van, M. Ancrenaz, G. Borgen y B. Galdikas, "Orangutan cultures and the evolution of material culture", *Science*, 299, 2003, pp. 102-105.

Scheib, J. E., S. W. Gangestad y R. Thornhill, "Facial attractiveness, symmetry and cues of good genes", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 1913-1917.

Schlag, K., "Why imitate, and if so, how?", *Journal of Economic Theory,* 78, 1998, pp. 130-156.

Schlüter, A., J. Parzefall e I. Schlupp, "Female preference for symmetrical vertical bars in male sailfin mollies", *Animal Behaviour,* 56, 1998, pp. 147-153.

Schmalt, H. D., "Waist-to-hip ratio and female physical attractiveness: The moderating role of power motivation and the mating context", *Personality and Individual Differences,* 41, 2006, pp. 455-465.

Schmitt, D. P., "Sociosexuality from Argentina to Zimbabwe: A 48-nation study of sex, culture, and strategies of human mating", *Behavioral and Brain Sciences,* 28, 2005, pp. 247-311.

Schreber, D. P., *Memoirs of my nervous illness,* trad. al inglés de I. Macalpine y R. A. Hunter, Nueva York Review of Books, Nueva York, 2000, pp. 22, 233.

Schwatzlose, R., C. Baker y N. Kanwisher, "Separate face and body selectivity on the gusiform gyrus", *Journal of Neuroscience,* 25, 2005, pp. 11055-11059.

Scott, I., G. R. Bentley, M. J. Tovée *et al.,* "An evolutionary perspective on male preferences for female body shape", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 65-87.

Scott, I., V. Swami, S. C. Josephson e I. Penton-Voak, "Quality and choice: Context-dependent preferences for facial dimorphism in a rural Malaysian population", *Evolution and Human Behavior,* 2008, pp. 289-299.

Sear, R., "Height and reproductive success: How a Gambian population compares to the West", *Human Nature,* 17, 2006, pp. 405-418.

———, "The impact of reproduction on Gambian women: Does controlling for phenotypic quality reveal costs of reproduction?", *American Journal of Physical Anthropology,* 132, 2007, pp. 632-641.

Sear, R., D. Lawson y T. Dickins, "Synthesis in the human evolutionary behavioural sciences", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007, pp. 3-28.

Sear, R., D. Shanley, I. A. McGregor y R. Mace, "The fitness of twin mothers: Evidence from rural Gambia", *Journal of Evolutionary Biology,* 14, 2001, pp. 433-443.

Sear, R., y F. W. Marlowe, "How universal are human mate choices? Size does not matter when Hadza foragers are choosing a mate", *Biology Letters,* 5, 2009, pp. 606-609.

Sear, R., y R. Mace, "Who keeps children alive? A review of the effects of kin on child survival", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 1-18.

Sear, R., N. Allal, R. Mace y A. Michael, "Height, marriage and reproductive success in Gambian women", *Research in economic Anthropology,* 23, 2004, pp. 203-224.

Seery, M. D., R. C. Silver, E. A. Holman *et al.,* "Expressing thoughts and feelings following a collective trauma: Immediate responses to 9/11 predict negative outcomes in a national sample", *Journal of Clinical Psychology,* 76, 2008, pp. 657-667.

Segerstråle, U., *Defenders of the truth: The battle for science in the sociobiology debate and beyond,* Oxford University Press, Oxford, 2000.

Seibert, S. E., y M. L. Kraimer, "The five-factor model of personality and career success", *Journal of Vocational Behaviour,* 58, 2001, pp. 1-21.

Seidell, J. C., L. Perusse, J. P. Despres y C. Bouchard, "Waist and hip circumferences have independent and opposite effects of cardiovascular disease risk factor: The Quebec Family Study", *American Journal of Clinical Nutrition,* 74, 2001, pp. 315-321.

Seli, E., y A. Arici, "Sex steroids and the immune system", *Immunology and Allergy Clinics of North America*, 22, 2002, pp. 407-433.

Seltzer, J. A., "Relationships between fathers an children who live apart: The father's role after separation", *Journal of Marriage and Family,* 53, 1991, pp. 79-101.

Semendeferi, K., A. Schleicher, K. Zilles *et al.,* "Prefrontal cortex in human and apes: A comparative study of area 10", *American Journal of Physical Anthropology*, 114, 2001, pp. 224-241.

Semmann, D., "Strategic investment in reputation", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 56, 2004, pp. 248-252.

Semmann, D., H. J. Krambeck y M. Milinski, "Reputation is valuable within and outside one's own social group", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 2005, pp. 611-616.

Senghas, A., y M. Coppola, "Children creating language: How Nicaraguan sign language acquired a spatial grammar", *Physicological Science*, 12, 2001, pp. 323-328.

Senghas, A., S. Kita y A. Ozyurek, "Children creating core properties of language: Evidence of from an emerging sign language in Nicaragua", *Science*, 305, 2004, pp. 1779-1782.

Senju, A., Y. Tojo, H. Dairoku y T. Hasegawa, "Reflexive orienting in response to eye gaze and an arrow in children with and without autism", *Journal of Child Psychology and Psychiatry*, 45, 2004, pp. 445-458.

Shackelford, T. K., "Recycling, evolution and the structure of human personality", *Personality and Individual Differences*, 41, 2006, pp. 1551-1556.

Shackelford, T. K., y R. J. Larsen, "Facial asymmetry as an indicator of psychological, emotional, and physiological distress", *Journal of Personality and Social Psychology*, 72, 1997, pp. 456-466.

Shanley, D. P., R. Scar, R. Mace y T. B. L. Kirkwood, "Testing evolutionary theories of menopause", *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2007, pp. 2943-2949.

Sheldon, K. M., M. S. Sheldon y R. Osbaldiston, "Prosocial values and group-assortation within an N-person prisoner's dilemma", *Human Nature*, 11, 2000, pp. 387-404.

Shennan, S., y J. Steele, "Cultural learning in hominids: A behavioural ecological approach", en H. Box y K. Gibson (eds.), *Mammalian social learning*, Cambridge University Press, Cambridge, 1999, pp. 367-388.

Shennan, S., y J. R. Wilkinson, "Ceramic style change and neutral evolution: A case study from Neolithic Europe", *American Antiquity*, 66, 2001, pp. 577-593.

Sherman, P. W., H. K. Reeve y D.W. Pfennig, "Recognition systems", en J. R. Krebs y N. B. Davies (eds.), *Behavioural ecology: An evolutionary approach*, Oxford University Press, Oxford, 1997, pp. 69-96.

Shore, S., *Beyond the wall: Personal experiences with autism and Asperger Syndrome*, Autism Asperger Publishing Co., Shawnee Mission, 2001, p. 53.

Siegal, M., R. Varley y S.C. Want, "Mind over grammar: Reasoning in aphasia and development", *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 2001, pp. 296-301.

Sigle-Rushton, W., y S. McLanahan, "Father absence and child well-being: A critical review", en D. P. Moynihan, T. Smeeding y L. Rainwater (eds.), *The future of the family*, Russell Sage Foundation, Nueva York, 2004, pp. 116-158.

Silberman, S., "The geek syndrome", *Wired*, 2001, p. 9.

Silk, J. B., "Local resource competition and facultative adjustment of sex ratios in relation to competitive abilities", *American Naturalist*, 121, 1983, pp. 56-66.

Silk, J. B., "The evolution of cooperation in primate groups", en H. Gintis, S. Bowles,

R. Boyd y E. Fehr (eds.), *Moral sentiments and material interests,* MIT Press, Cambridge, 2005, pp. 43-73.

Silk, J. B., S. F. Brosnan, J. Vonk *et al.,* "Chimpanzees are indifferent to the welfare of unrelated group members", *Nature,* 437, 2005, pp. 1357-1359.

Simmons, L. W., "Quantification of role reversal in relative parental investment in a bush-cricket", *Nature,* 358, 1992, pp. 61-63.

Simmons, L. W., G. Rhodes, M. Peters y N. Koehler, "Are human preferences for facial symmetry focused on signals of developmental instability?", *Behavioral Ecology,* 15, 2004, pp. 864-871.

Simmons, R., "Siblicide provides food benefits for raptor chicks: Re-evaluating brood manipulation studies", *Animal Behaviour,* 64, 2002, pp. F19-F24.

Simon, H., "A comparison of game theory and learning theory", *Psychometrika,* 21, 1956, pp. 267-272.

Simon, H. A., "A behavioral model of rational choice", *Quarterly Journal of Economics*, 69, 1955, pp. 99-118.

Simoons, F., "Primary adult lactose intolerance and milking habit: A problem in biological and cultural interrelations. II: A culture historical hypothesis", *Digestive Diseases and Sciences,* 15, 1970, pp. 695-710.

Simpson, A., S. Gangestad, P. Christensen y K. Leck, "Fluctuating asymmetry, sociosexuality, and intrasexual competitive tactics", *Journal of Personality and Social Psychology,* 76, 1999, pp. 159-172.

Simpson, B., y R. Willer, "Altruism and indirect reciprocity: The interaction of person and situation in prosocial behavior", *Social Psychology Quarterly,* 71, 2008, pp. 37-52.

Sinervo, B., A. Chaine, J. Clobert *et al.,* "Self-recognition, color signals, and cycles of greenbeard mutualism and altruism", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 103, 2006, pp. 7372-7377.

Singh, D., "Adaptive significance of female physical attractiveness: Role of waist-to-hip ratio", *Journal of Social Psychology,* 65, 1993a, pp. 292-307.

———, "Body shape and women's attractiveness. The critical role of waist-to-hip ratio", *Human Nature,* 4, 1993b, pp. 297-321.

———, "Adaptive significance of waist-to-hip ratio and female physical attractiveness", *Journal of Personality and Social Psychology,* 65, 1993, pp. 293-307.

———, "Is thing really beautiful and good? Relationship between waist-to-hip ratio (WHR) and female attractiveness", *Personality and Individual Differences,* 16, 1994a, pp. 123-132.

———, "Waist-to-hip ratio and judgments of attractiveness and healthiness of females' figures by male and female physicians", *International Journal of Obesity,* 18, 1994b, pp. 731-737.

———, "Body fat distribution and perception of desirable female body shape by young black men and women", *International Journal of Eating Disorders,* 1, 1994c, pp. 289-294.

Singh, D., "Female health, attractiveness, and desirability for relationships: Role of breast asymmetry and WHR", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995a, pp. 465-481.

———, "Female judgment of male attractiveness and desirability for relationships: Role of waist-to-hip ratio and financial status", *Journal of Social Psychology,* 69, 1995b, pp. 1089-1101.

———, "Universal allure of the hourglass figure: An evolutionary theory of female physical attractiveness", *Clinics in Plastic Surgery,* 33, 2006, pp. 359-370.

Singh, D., M. Davis y P. Randall, "Fluctuating ovulation: Lower WHR, enhanced self-perceived attractiveness, and increased sexual desire", investigación presentada en la reunión de la Human Evolution and Behaviour Society, Londres, 13-17 de junio de 2000.

Singh, D., y R. Koung, "Body weight, waist-to-hip ratio, breasts and hips: Role in judgments of female attractiveness and desirability for relationships", *Ethology and Sociobiology,* 16, 1995, pp. 483-507.

Singh, D., y S. Luis, "Ethnic and gender consensus for the effect of waist-to-hip ratio on judgments of women's attractiveness", *Human Nature,* 6, 1995, pp. 51-65.

Singh, D., y R. J. Zambarano, "Offspring sex ratio in women with android body fat distribution", *Journal of Human Biology,* 69, 1997, pp. 545-556.

Skouteris, H., J. Spataro y M. Lazaridis, "Young children's use of a delayed video representation to solve a retrieval problem pertaining to self", *Developmental Science*, 9, 2006, pp. 505-517.

Skuse, D. H., "Rethinking the nature of genetic vulnerability to autistic spectrum disorders", *Trends in Genetics,* 23, 2007, pp. 387-395.

Smith, C. C., y S. D. Fretwell, "The optimal balance between size and number of offspring", *American Naturalist,* 108, 1974, pp. 499-506.

Smith, E. A. y R. L. B. Bird, "Turtle hunting and tombstone opening: Public generosity as costly signaling", *Evolution of Human Behavior,* 21, 2000, pp. 245-261.

Smith, K., y S. Kirby, "Cultural evolution: Implications for understanding the human language faculty and its evolution", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 363, 2008, pp. 3591-3603.

Smith, K. L., P. L. Cornelissen y M. J. Tovée, "Color 3D bodies and judgments of human female attractiveness", *Evolution and Human behavior,* 28, 2007, pp. 48-54.

Smith, K. L., M. J. Tovée, P. J. B. Hancock *et al.,* "An analysis of body shape attractiveness based on image statistics: Evidence of dissociation between expressions of preference and shape discrimination", *Visual Cognition,* 15, 2007, pp. 1-27.

Smith, E. A., y B. Winterhalder (eds.), *Evolutionary ecology and human behavior,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1992.

Smukalla, S., M. Caldara, N. Pochet *et al.,* "FLO1 is a variable green beard gene that drives biofilm-like cooperation in budding yeast", *Cell,* 135, 2008, pp. 726-737.

Smuts, B., *Sex and friendship in baboons,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1985.

Sober, E., y D. S. Wilson, *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior*, Harvard University Press, Cambridge, 1998.

———, *Unto others: The evolution and psychology of unselfish behavior,* Harvard University Press, Cambridge, 1998.

Somit, A., A. Arwine y S. A. Peterson, *Birth order and political behavior,* University Press of America, Lanham, 1996.

Sorokowski, P., y B. Pawlowski, "Adaptive preferences for leg length in a potential partner", *Evolution and Human Behavior,* 29, 2008, pp. 86-91.

Sosis, R., y C. S. Alcorta, "Militants and martyrs: Evolutionary perspective on religion and terrorism", en R. D. Sagarin y T. Taylor (eds.), *Natural security,* University of California Press, Berkeley, 2008, pp. 105-125.

Soung, S., H. Bang y K. Oktay, "Cereal-induced gender selection? Most likely a multiple testing false positive", *Proceedings of the Royal Society B,* 276, 2009, pp. 1211-1212.

Spencer, P. E., "Communication behaviours of infants with hearing loss and their hearing mothers", *Journal of Speech and Hearing Research*, 36, 1993, pp. 311-321.

Sperber, D., *Explaining culture,* Oxford University Press, Oxford, 1996.

Sperber, D., y L. A. Hirschfeld, "The cognitive foundations of cultural stability and diversity", *Trends in Cognitive Science,* 8, 2004, pp. 40-46.

Spinozzi, G., F. Natale, J. Langer y K. E. Brakke, "Spontaneous class grouping behavior by bonobos (Pan paniscus) and common chimpanzees *(Pan troglodytes)*", *Animal Cognition,* 2, 1999, pp. 157-170.

Spitzer, M., "On defending delusions", *Comprehensive Psychiatry,* 31, 1990, pp. 377-397.

St. Clair, D., "Rates of adult schizophrenia following prenatal exposure to the Chinese famine of 1959-1961", *Journal of the American Medical Association,* 294, 2005, pp. 557-562.

Stanca, L., "Measuring indirect reciprocity: Whose back do we scratch?", *Journal of Economic Psychology,* 30, 2009, pp. 190-202.

Stanford, C. B., J. Wallis, E. Mpongo y J. Goodall, "Hunting decisions in wild chimpanzees", *Behaviour,* 131, 1994, pp. 1-18.

Stearns, S. C., *The evolution of life histories,* Oxford University Press, Oxford, 1992.

Steelman, L., B. Powell, R. Werum y S. Carter, "Reconsidering the effects of sibling configuration: Recent advances and challenges", *Annual Review of Sociology,* 28, 2002, pp. 243-269.

Stein, A. D., P. A. Zybert y L. H. Lumey, "Acute undernutrition is not associated with excess of females at birth in humans: The Dutch Hunger Winter", *Proceedings of the Royal Society B,* 271, 2004, pp. S138-S141.

Sterelney, K., "Primate worlds", en C. M. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition*, MIT Press, Boston, 2000, pp. 143-162.

———, "Social intelligence and niche construction", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 719-730.

Stewart, J. E., "Appearance and punishment: The attraction-leniency effect in the courtroom", *Journal of Social Psychology*, 125, 1984, pp. 373-378.

Stibor, H., "Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran", *Oecologia*, 92, 1992, pp. 162-165.

Stone, V. E., L. Cosmides, J. Tooby *et al.*, "Selective impairment of reasoning about social exchange in a patient with bilateral limbic system damage", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 2002, pp. 11531-11536.

Strassmann, B. I., y B. Gillespie, "Life-history theory, fertility and reproductive success in humans", *Proceedings of the Royal Society B*, 269, 2002, pp. 553-562.

Strassmann, B., y R. Mace, "Perspectives on human health and disease from evolutionary and behavioral ecology", en S. Stearns y J. Koella (eds.), *Evolution in health and disease*, Oxford University Press, Oxford, 2008, pp. 109-121.

Strathman, A., F. Gleicher, D. S. Boniger y C. S. Edwards, "The consideration of future consequences: Weighing immediate and distant outcomes of behavior", *Journal of Personality and Social Psychology*, 66, 1994, pp. 742-752.

Streeter, S. A., y D. McBurney, "Waist-to-hip ratio and attractiveness: New evidence and a critique for a 'critical test'", *Evolution and Human Behaviour*, 24, 2003, pp. 88-89.

Suddendorf, T., "Foresight and evolution of the human mind", *Science*, 312, 2006, pp. 1006-1007.

Suddendorf, T., y J. Busby, "Mental time travel in animals?", *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 2003, pp. 391-396.

———, "Making decisions with the future in mind: Developmental and comparative identification of mental time travel", *Learning and Motivation*, 36, 2005, pp. 110-125.

Suddendorf, T., y A. Whiten, "Mental evolution and development: Evidence for secondary representation in children, great apes and other animals", *Psychological Bulletin*, 127, 2001, pp. 629-650.

Suddendorf, T., y M. C. Corballis, "Mental time travel and the evolution of the human mind", *Genetic Social and General Psychology Monographs*, 123, 1997, pp. 133-167.

Sugiyama, L. S., "Is beauty in the context-sensitive adaptations of the beholder? Shiwiar use of waist-to-hip ratio in assessments of female mate value", *Evolution and Human Behavior*, 25, 2004, pp. 51-62.

———, "Physical attractiveness in adaptationist perspective", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology*, John Wiley & Sons, Ltd., Nueva York, 2005, pp. 293-343.

———, "The evolution of foresight: What is mental time travel, and is it unique to humans?", *Behavioral and Brain Sciences*, 30, 2007, pp. 299-351.

Sugiyama, L. S., J. Tooby y L. Cosmides, "Cross-cultural evidence of cognitive adaptations for social exchange among the Shiwiar of Ecuadorian Amazonia", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 99, 2002, pp. 11537-11542.

Sulloway, F. J., *Born to rebel, Birth order, family dynamics and creative lives,* Little, Brown and Company, Londres, 1996.

———, "'Born to rebel' and its critics", *Politics and the Life Sciences,* 19, 2000, pp. 181-202.

Summers, K., y B. Crespi, "Cadherins in maternal-foetal interactions: Red queen with a green beard?", *Proceedings of the Royal Society B,* 272, 2005, pp. 6443-6449.

Suomi, S. J., "How gene-environment interactions shape biobehavioral development: Lessons from studies with rhesus monkeys", *Research in Human Development*, 1, 2004, pp. 204-222.

Susser, E., D. St. Clair y L. He, "Latent effects of prenatal malnutrition on adult health: The example of schizophrenia", *Annals of the New York Academy of Sciences,* 1136, 2008, pp. 185-192.

Swaddle, J. P., e I. C. Cuthill, "Female zebra finches prefer males with symmetric chest plumage", *Proceedings of the Royal Society B,* 258, 1994, pp. 267-271.

———, "Asymmetry and human facial attractiveness: Symmetry may not always be beautiful", 261, 1995, pp. 111-116.

Swaddle, J. P., y G. W. Reierson, "Testosterone increases perceived dominance but not attractiveness in human males", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 2285-2289.

Swami, V., *Evolutionary psychology and the study of human physical attractiveness: The influence of body weight and shape across cultures*, tesis de doctorado, University College London, 2005.

———, *The missing arms of Venus de Milo: Reflections on the science of physical attractiveness,* The Book Guild, Brighton, 2007a.

———, "Evolutionary psychology: 'New science of the mind' or 'Darwin fundamentalism'?", *Historical Materialism,* 15, 2007b, pp. 105-136.

———, "The waist-to-hip ratio hypothesis of women's attractiveness: Time to let go?", conferencia European Human Behaviour and Evolution, Montpellier, 5 de abril de 2008.

———, "An examination of the love-is-blind bias among gay men and lesbians", *Body Image: An International Journal of Research,* 6, 2009, pp. 149-151.

———, "The effect of shape and colour symmetry on the aesthetic value of Dayak masks from Borneo", *Imagination, Cognition, and Personality,* en producción –a.

———, "Methodological and conceptual issues in the science of physical attraction", en F. Columbus (ed.), *Visual perception: New research,* Nova Science Publishers, Nueva York, en producción – b.

Swami, V., N. Antonakopoulos, M. J. Tovée y A. Furnham, "A critical test of the waist-to-hip ratio hypothesis of female physical attractiveness in Britain and Greece", *Sex Roles,* 54, 2006a, pp. 201-211.

Swami, V., T. Buchanan, T. Furnham y M. J. Tovée, "Five-factor personality correlates of perceptions of women's body sizes", *Personality and Individual Differences,* 45, 2008d, pp. 697-699.

Swami, V., C. Caprario, M. J. Tovée y A. Furnham, "Female physical attractiveness in Britain and Japan: A cross-cultural study", *European Journal of Personality,* 20 2006b, pp. 69-81.

Swami, V., F. Chan, V. Wong *et al.,* "Weight-based discrimination in occupational hiring and helping behaviour", *Journal of Applied Social Psychology,* 38, 2008a, pp. 968-981.

Swami, V., D. Einon y A. Furnham, "An investigation of the leg-to-body ratio as a human aesthetic criterion", *Body Image: An international Journal of Research,* 3, 2006, pp. 317-323.

———, "The science of attraction", *Psychologist,* 19, 2006, p. 362-365.

———, *The psychology of physical attraction,* Routledge, Londres, 2008a.

———, "Is love really so blind?", *Psychologist,* 21, 2008b, pp. 108-111.

———, "The rhythm of straight lines and colour planes: The effect of introducing symmetry into Piet Mondrian's neo-plastic paintings and individual difference antecedents of aesthetic preferences", manuscrito en revisión, 2009a.

———, "The cultural significance of leg-to-body ratio preferences? Evidence from Britain and rural Malaysia", *Asian Journal of Social Psychology,* 10, 2007, pp. 265-269.

Swami, V., D. A. Frederick, M. Hadji-Michael y A. Furnham, "The influence of leg-to-body ratio on judgments of attractiveness", manuscrito en revisión, 2009d.

Swami, V., y A. Furnham, "Big and beautiful: The body weight and shape preferences of 'fat admirers'", *Archives of Sexual Behavior,* 38, 2009b, pp. 201-208.

Swami, V., A. Furnham, T. Chamorro-Premuzic *et al.,* "More than skin deep? Personality information influences men's ratings of the attractiveness of women's body sizes", *Journal of Social Psychology,* en producción.

Swami, V., A. Furnham, C. Georgiades y L. Pang, "Evaluating self and partner physical attractiveness", *Body Image: An international Journal of Research,* 4, 2007d, pp. 97-101.

Swami, V., N. Grant, A. Furnham e I. C. McManus, "Perfectly formed? The effect of manipulating the waist-to-hip ratios of famous paintings and sculptures", *Imagination, Cognition and Personality,* 27, 2008f, pp. 4-62.

Swami, V., M. Gray y A. Furnham, "The female nude in Rubens: Disconfirmatory evidence of the waist-to-hip ratio hypothesis of female physical attractiveness", *Imagination, Cognition, and Personality,* 26, 2007, pp. 139-147.

Swami, V., C. Greven y A. Furnham, "More than just skin-deep? A pilot study integrating physical and non-physical factors in the perception of physical attractiveness", *Personality and Individual Differences,* 42, 2007, pp. 563-572.

Swami, V., G. Henderson, D. Custance y M. J. Tovée, "A cross-cultural investigation of men's judgments of female body weight in Britain and Indonesia", manuscrito en revisión, 2009a.

Swami, V., J. Jones, D. Enion y A. Furnham, "Men's preferences for women's profile waist-to-hip ratio, breast size and ethnic group in Britain and South Africa", *British Journal of Psychology,* 100, 2009b, pp. 313-325.

Swami, V., D. Knight, M. J. Tovée *et al.,* "Perception of female body size in Britain and the South Pacific", *Body Image: An International Journal of Research,* 4, 2007a, pp. 219-223.

Swami, V., R. Miller, A. Furnham *et al.,* "The influence of men's sexual strategies on perceptions of women's bodily attractiveness, health and fertility", *Personality and Individual Differences,* 44, 2008c, pp. 98-107.

Swami, V., F. Neto, M. J. Tovée y A. Furnham, "Preference for female body weight and shape in three European countries", *European Psychologist,* 12, 2007b, pp. 220-227.

Swami, V., K. Poulogianni y A. Furnham, "The influence of resources availability on preferences for human body weight and non-human objects", *Journal of Articles in Support of the Null Hypothesis,* 4, 2006, pp. 17-28.

Swami, V., M. Rozmus-Wrzesinska, M. Voracek *et al.,* "The influence of skin tone, body weight and hair colour on perceptions of women's attractiveness, health and fertility: A cross-cultural investigation", *Journal of Evolutionary Psychology,* 6, 2008e, pp. 321-341.

Swami, V., N. Salem, A. Furnham y M. J. Tovée, "Initial examination of the validity and reliability of the female photographic figure rating scale for body image assessment", *Personality and Individual Differences,* 44, 2008b, pp. 1752-1761.

Swami, V., J. Smith, A. Tsiokris *et al.,* "Male physical attractiveness in Britain and Greece: A cross-cultural study", *Journal of Social Psychology,* 147, 2007e, pp. 15-26.

Swami, V., S. Stieger, T. Haubner *et al.,* "Female physical attractiveness in Britain and Malaysia: A cross-cultural study", *Body Image,* 2, 2005a, pp. 115-128.

———, "Male physical attractiveness in Britain and Malaysia: A cross-cultural study", *Body Image,* 2, 2005b, pp. 383-393.

———, "Does hunger influence judgments of female physical attractiveness?", *British Journal of Psychology,* 97, 2006, pp. 353-363.

———, "Evaluating the physical attractiveness and oneself and one's romantic partner: Individual and relationships correlates of the love-is-blind bias", *Journal of Individual Differences,* 30, 2009c, p. 35.

Swami, V. y M. J. Tovée, "Differences in attractiveness preferences between observers in low and high resource environments in Thailand", *Journal of Evolutionary Psychology,* 5, 2007a, pp. 149-160.

———, "Perceptions of female body weight and shape among indigenous and urban Europeans", *Scandinavian Journal of Psychology,* 48, 2007b, pp. 43-50.

———, "The relative contribution of profile body shape and weight to judgments of women's physical attractiveness in Britain and Malaysia", *Body Image: An International Journal of Research,* 4, 2007c, pp. 391-396.

Swettenham, J., S. Condie, R. Campbell *et al.,* "Does the perception of moving eyes trigger reflexive visual orienting in autism?", en U. Frith y E. Hill (eds.), *Autism; Mind and brain,* Oxford University Press, Oxford, 2004, pp. 89-107.

Symons, D., *The evolution of human sexuality,* Oxford University Press, Nueva York, 1979.

———, "Adaptiveness and adaptation", *Ethology and Sociobiology.* 11, 1990, pp. 427-444.

Symons, D., "On the use and misuse of Darwinism in the study of human behaviour", en J. H. Barklow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture*, Oxford University Press, Nueva York, 1992, pp. 137-159.

———, "Beauty is the adaptations of the beholder: The evolutionary psychology of human female sexual attractiveness", en P. R. Abramhamson y S. D. Pinker (eds.), *Sexual nature/ Sexual culture*, Chicago University Press, Chicago, 1995, pp. 80-118.

Tamimi, R. M., P. Lagiou, L. A. Mucci *et al.*, "Average energy intake among pregnant women carrying a boy compared with a girl", *British Medical Journal*, 326, 2003, pp. 1245-1246.

Tammet, D., *Born on a blue day: A memoir of Asperger's and an extraordinary mind*, Hodder & Stoughton, Londres, 2006, p. 226.

Tanaka, M. M., J. R. Kendal y K. N. Laland, "From traditional medicine to witchcraft: Why medical treatments are not always efficacious", *PLoS ONE*, 4, 2009, pp. 1-9.

Tanner, J. M., *Foetus into man: Physical growth from conception to maturity*, Open Books, Londres, 1978.

Tassinary, L. G., y K. A. Hansen, "A critical test of the waist-to-hip ratio hypothesis of female physical attractiveness", *Psychological Science*, 9, 1998, pp. 150-155.

Tavassoli, T., E. Ashwin, C. Ashwin *et al.*, *Tactile and auditory hypersensitivity in autism spectrum disorders*, manuscrito en preparación, 2011.

Taylor, A. H., G. R. Hunt, F. S. Medina y R. D. Gray, "Do New Caledonian crows solve physical problems through casual reasoning?", *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 2009, pp. 247-254.

Taylor, S. F., R. C. Welsh, A. C. Chen *et al.*, "Medial frontal hyperactivity in reality distortion", *Biological Psychiatry*, 61, 2007, pp. 1171-1178.

Tehrani, J., y F. Riede, "Towards an archeology of pedagogy: Learning, teaching and the generation of material culture traditions", *World Archaeology*, 40, 2008, pp. 316-331.

Tehrani, J. J., y M. Collard, "On the relationship between inter-individual cultural transmission and population-level cultural diversity: A case study of weaving in Iranian tribal populations", *Evolution and Human Behavior*, 30, 2009, pp. 286-300.

Teleki, G., *The predatory behavior of wild chimpanzees*, Bucknell University Press, Lewisburg, 1973.

Tennie, C., D. Hedwig, J. Call y M. Tomasello, "An experimental study of nettle feeding in captive gorillas", *American Journal of Primatology*, 70, 2008, pp. 1-10.

Terman, L. M., *Psychological factors in marital happiness*, McGraw Hill, Nueva York, 1938.

Tews, M. J., K. Stafford y J. Zhu, "Beauty revisited: The impact of attractiveness, ability, and personality in the assessment of employment suitability", *International Journal of Selection and Assessment*, 17, 2009, pp. 92-100.

Thomas, L., *The lives of a cell: Notes of a biology watcher*, Viking Press, Nueva York, 1974.

Thorndike, E. L., *Individuality*, Houghton-Mifflin, Boston, 1911.

Thornhill, A. R., "Male and female sexual selection and the evolution of mating systems

in insects", en M. Blum y N. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects,* Academic Press, Nueva York, 1979, pp. 81-121.

Thornhill, A. R., y C. Palmer, *A natural history of rape: Biological bases of sexual coercion*, MIT Press, Cambridge, 2000.

Thornhill, A. R., y N. Thornhill, "Human rape: An evolutionary analysis", *Ethology and Sociobiology,* 4, 1983, pp. 137-173.

Thornhill, R., "*Panorpa* (mecoptera: *Panorpidae*) scorpionflies: Systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts", *Annual Review of Ecology and Systematics,* 12, 1981, pp. 355-386.

Thornhill, R., y S. W. Gangestad, "Human facial beauty: Averageness, symmetry and parasite resistance", *Human Nature,* 4, 1993, pp. 237-269.

———, "The evolutionary psychology of extrapair sex: The role of fluctuating asymmetry", *Evolution and Human Behaviour,* 18, 1994, pp. 69-88.

Thornhill, R., S. W. Gangestad y R. Comer, "Human female orgasm and mate fluctuating asymmetry", *Animal Behaviour,* 50, 1995, pp. 1601-1615.

———, "Facial attractiveness", *Trends in Cognitive Science*, 3, 1999, pp. 452-460.

———, "Facial sexual dimorphism, developmental stability and susceptibility to disease in men and women", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 131-144.

Tinbergen, J. M., y S. Daan, "Family-planning in the Great Tit *(Parus-Major):* Optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness", *Behaviour,* 114, 1990, pp. 161-190.

Tinbergen, N., "On the aims and methods of ethology", *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20, 1963, pp. 410-433.

Tishkoff, S. A., F. A. Reed, A. Ranciaro *et al.,* "Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe", *Nature Genetics,* 39, 2007, pp. 31-40.

Todd, P. M., "Fast and frugal heuristics for environmentally bounded minds", en G. Gigerenzer y R. Selten (eds.), *Bounded rationality: The adaptive toolbox*, MIT Press, Boston, 2001, pp. 51-70.

Todosijevic, B., S. Ljubinkovic y A. Aarancil, "Mate selection criteria: A trait desirability assessment of sex differences in Serbia", *Evolutionary Psychology,* 1, 2003, pp. 116-126.

Tomasello, M., "Cultural transmission in the tool use and communicatory signalling of chimpanzees?", en S. Parker y K. Gibson (eds.), *Language and intelligence in monkeys and apes: Comparative developmental perspectives*, Cambridge University Press, Cambridge, 1990, pp. 274-311.

———, "Do apes ape?", en C. M. Heyes y B. G. Galef Jr. (eds.), *Social learning in animals: The roots of culture,* Academic Press, Londres, 1996, pp. 319-346.

———, "Uniquely primate, uniquely human", *Developmental Science*, 1, 1998, pp. 1-30.

———, *The cultural origins of human cognition,* Harvard University Press, Cambridge, 1999.

———, "Two hypothesis about primate cognition", en C. M. Heyes y L. Huber (eds.), *The evolution of cognition*, MIT Press, Boston, 2000, pp. 165-184.

Tomasello, M., "How are humans unique", *New York Times,* 25 de mayo de 2008.

Tomasello, M., y J. Call, "The social cognition of monkeys and apes", *Yearbook of Physical Anthropology*, 37, 1994, pp. 273-305.

———, *Primate cognition,* Oxford University Press, Oxford, 1997.

Tomasello, M., y M. Carpenter, "The emergence of social cognition in three young chimpanzees", *Monographs of the Society for Research in Child Development*, 70, 1, núm. de serie 279, 2005.

———, "Shared intentionally", *Developmental Science*, 10, 2007, pp. 121-125.

Tomasello, M., M. Carpenter, J. Call *et al.,* "Understanding and sharing intentions: The origins of cultural cognition", *Behavioural and Brain Sciences,* 28, 2005, pp. 1-17.

Tomasello, M., A. C. Kruger y H. H. Ratner, "Cultural Learning", *Behavioral and Brain Science,* 16, 1993, pp. 495-552.

Tomasello, M., S. Savage-Rumbaugh y A. C. Kruger, "Imitative learning of actions on objects by children, chimpanzees, and encultured chimpanzees", *Child Development*, 64, 1993, pp. 1688-1705.

Tooby, J. y L. Cosmides, "Kin selection, and information-dependent strategies", *Behavioral and Brain Sciences,* 12, 1989, pp. 542-544.

———, "On the universality of human nature and the uniqueness of the individual", *Journal of Personality*, 58, 1990, pp. 17-67.

———, "On the universality of human nature and the uniqueness of the individual: The role of genetics and adaptations", *Journal of Personality,* 58, 1990, pp. 17-67.

———, "The past explains the present: Emotional adaptations and the structure of ancestral environments", *Ethology and Sociobiology,* 11, 1990, pp. 375-424.

———, "The psychological foundations of culture", en J. H. Barkow, L. Cosmides y J. Tooby (eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture,* Oxford University Press, Nueva York, 1992, pp. 19-136.

———, "Friendship and the Banker's Paradox: Other pathways to the evolution of adaptations for altruism", en W. G. Runciman, J. Maynard Smith y R. I. M. Dunbar (eds.), *Evolution of social behaviour patterns in primates and man. Proceedings of the British Academy,* 88, 1996, pp. 119-143.

———, "Evolutionizing the cognitive sciences: A reply to Shapiro and Epstein", *Mind and Language*, 13, 1998, pp. 195-204.

———, "Conceptual foundations of evolutionary psychology", en D. M. Buss (ed.), *The handbook of evolutionary psychology,* John Wiley & Sons, Ltd., Hoboken, 2005, pp. 5-67.

Tooby, J., L. Cosmides y M. E. Price, "Cognitive adaptations for n-person exchange: The evolutionary roots of organizational behavior", *Managerial and Decision Economics,* 27, 2006, pp. 103-129.

Toulopoulou, T., F. Mapua-Filbey, S. Quraishi *et al.,* "Cognitive performance in presumed obligate carriers for psychosis", *British Journal of Psychiatry,* 187, 2006, pp. 284-285.

Tovée, M. J., J. E. Brown y D. Jacobs, "Maternal waist-to-hip ratio does not predict child gender", *Proceedings of the Royal Society B,* 268, 2001, pp. 1007-1010.

Tovée, M. J., y P. L. Cornelissen, "Female and male perceptions of female physical attractiveness in front-view and profile", *British Journal of Psychology,* 92, 2001, pp. 391-402.

Tovée, M. J., A. Furnham y V. Swami, "Healthy body equals beautiful body? Changing perceptions of health and attractiveness with shifting socioeconomic status", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007.

Tovée, M. J., P. Hancock, S. Mahmoodi *et al.,* "Human female attractiveness: Waveform analysis of body shape", *Proceedings of the Royal Society B,* 269, 2002, pp. 2205-2213.

Tovée, M. J., D. S. Maisey, J. L. Emery y P. L. Cornelissen, "Visual cues to female physical attractiveness", *Proceedings of the Royal Society B,* 266, 1999, pp. 211-218.

Tovée, M. J., S. Mason, J. Emery *et al.,* "Supermodels: Stick insects of hourglasses?", *Lancet,* 350, 1997, pp. 1474-1475.

Tovée, M. J., S. Reinhardt, J. Emery y P. Cornelissen, "Optimum body-mass index and maximum sexual attractiveness", *Lancet,* 352, 1998, p. 548.

Tovée, M. J., V. Swami, A. Furnham y R. Mangalparsad, "Changing perceptions of attractiveness as observers are exposed to a different culture", *Evolution and Human Behavior,* 27, 2006, pp. 443-456.

Tovée, M. J., K. Tasker y P. J. Benson, "Is symmetry a visual cue to attractiveness in the human female body?", *Evolution and Human Behavior,* 21, 2000, pp. 191-200.

Townsend, F., "Birth order and rebelliousness: Reconstructing the research in 'Born to Rebel'", *Politics and the Life Sciences,* 19, 2000, pp. 135-156.

Travis, R., y V. Kohli, "The birth order factor: Ordinal position, social strata, and educational achievement", *Journal of Social Psychology,* 135, 1995, pp. 499-507.

Treffert, D. A., *Extraordinary people: Understanding savant syndrome,* iUniverse, Lincoln, 2000.

———, "Savant syndrome: 'Special faculties' extraordinaire", *Psychiatry Times,* 2001, pp. 20-21.

———, "Savant syndrome", en K. L. Simmons (ed.), *The official Autism 101 manual: Autism today,* Autism Today, Alberta, Canadá, 2006, pp. 8-22.

Treffert, D. A., y D. D. Chirstensen, "Inside the mind of a savant", *Scientific American*, 293, 2005, pp. 88-91.

Trivers, R.,"Parental investment and sexual selection", en B. Campbell (ed.) *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971,* Aldine de Gruyter, Nueva York, 1972, pp. 136-179.

———, "Mutual benefits at all levels of life", *Science,* 304, 2004, pp. 964-965.

Trivers, R. L., "The evolution of reciprocal altruism", *The Quarterly Review of Biology*, 46, 1971, pp. 35-57.

———, "Parental investment and sexual selection", en B. Campbell (ed.), *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971,* Aldine, Chicago, 1972, pp. 136-179.

Trivers, R., y D. E. Willard, "Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring", *Science,* 17, 1973, pp. 990-992.

Tucker, B. y L. Rende Taylor, "The human behavioral ecology of contemporary world issues", *Human Nature,* 18, 2007, pp. 181-189.

Tultin, C. E. G., "Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)", *Behavioral Ecology and Sociobiology,* 6, 1979, pp. 29-38.

Tulving, E., "Memory and consciousness", *Canadian Psychology*, 26, 1985, pp. 1-12.

———, "Episodic memory and autonoesis: Uniquely human?", en H. S. Terrace y J. Metcalfe (eds.), *The missing ling in cognition: Origins of self-reflective consciousness*, Oxford University Press, Nueva York, 2005, pp. 3-56.

Tuomi, J., T. Hakala y E. Haukioja, "Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution", *American Zoologist,* 23 1983, pp. 25-34.

Tversky, A., y D. Kahneman, "Judgement under uncertainty: Heuristics and biases", *Science*, 185, 1974, pp. 1124-1131.

Ucko, P. J., "The interpretation of prehistoric anthropomorphic figurines", *Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland,* 92, 1962, pp. 38-54.

Uller, T., y L. Johansson, "Human mate choice and the wedding ring effect: Are married men more attractive?", *Human Nature,* 14, 2003, pp. 267-276.

Urbaniak, G., y P. Kilmann, "Physical attractiveness and the nice guy paradox: Do nice guys really finish last?", *Sex Roles,* 49, 2003, pp. 413-426.

Valentine, T., S. Darling y M. Donnelly, "Why are average faces attractive? The effect of view and averageness on the attractiveness of female faces", *Psychonomic Bulletin and Review,* 11, 2004, pp. 482-487.

Varki, A., D. H. Geschwind y E. E. Eichler, "Explaining human uniqueness: Genome interactions with environment, behaviour, and culture", *Nature Review of Genetics,* 9, 2008, pp. 749-763.

Venter, J. C., M. D. Adams, E. W. Myers *et al.,* "The sequence of the human genome", *Science*, 291, 2001, pp. 1304-1351.

Viertiö, S., A. Laitinen, J. Perälä *et al.,* "Visual impairment in persons with psychotic disorder", *Social Psychiatry and Psychiatric Epidemiology,* 42, 2007, pp. 902-908.

Vining, D. R. J., "Social versus reproductive success: The central theoretical problem of human sociobiology", *Behaviour and Brain Sciences,* 9, 1986, pp. 167-216.

Visalberghi, L., y L. Limongelli, "Comprehension of cause-effect relations in tool-using task by chimpanzees (*Pan troglodytes*)", *Journal of Comparative Psychology*, 109, 1995, pp. 18-26.

———, "Acting and understanding: Tool use revisited through the minds of capuchin monkeys", en A. Russon, K. Bard y S. Parker (eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes*, Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 57-79.

Vogt, B. A., "Cingulate cortex", en G. Adelman (ed.), *Encyclopedia of neuroscience*, vol. 1, Birkhauser, Boston, 1987, pp. 244-245.

Voight, B. F., S. Kudaravalli, X. Wen y J. K. Pritchard, "A map of recent positive selection in the human genome", *PLoS Biology,* 4, 2006, p. e72.

Voland, E., "Evolutionary ecology of human reproduction", *Annual Review of Anthropology,* 27, 1998, pp. 347-374.

Voland, E., y R. I. M. Dunbar, "Resource competition and reproduction", *Human Nature,* 6, 1995, pp. 33-49.

Vonnegut, K., *Breakfast of champions*, Cape, Londres, 1973, p. 247.

Voracek, M., y M. L. Fisher, "Shapely centrefolds? Temporal change in body measures: Trend analysis", *British Medical Journal,* 325, 2002, pp. 1447-1448.

———, "Success is all in the measures: Androgenousness, curvaceousness and starring frequencies in adult media actresses", *Archives of Sexual Behavior,* 35, 2006, pp. 297-304.

Vugt, M. van, R. Hogan y R. B. Kaiser, "Leadership, followership, and evolution: Some lessons from the past", *American Psychologist,* 63, 2008, pp. 182-196.

Vugt, M. van, y B. R. Spisak, "Sex differences in leadership emergence during competitions within and between groups", *Psychological Science,* 19, 2008, pp. 854-858.

Wahaj, S. A., N. J. Place, M. L. Weldele *et al.,* "Siblicide in the spotted hyena: Analysis with ultrasonic examination of wild and captive individuals", *Behavioural Ecology,* 18, 2007, pp. 976-984.

Waitt, C., y A. C. Little, "Preferences for symmetry in conspecific facial shape among rhesus macaques (*Macaca mulatta*)", *International Journal of Primatology,* 27, 2006, pp. 133-145.

Wakano, J. Y., y K. Aoki, "Do social learning and conformist bias coevolve? Henrich and Boyd Revisited", *Theoretical Population Biology,* 72, 2007, pp. 504-512.

Wakano, J. Y., K. Aoki y M. W. Feldman, "Evolution of social learning: A mathematical analysis", *Theoretical Population Biology,* 66, 2004, pp. 249-258.

Wakano, J., Y., M. A. Nowak y C. Hauert, "Spatial dynamics of ecological public goods", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 106, 2009, pp. 7819-7914.

Walker, R., M. Gurven, K. Hill *et al.,* "Growth rates and life histories in twenty-two small-scale societies", *American Journal of Human Biology,* 18, 2006, pp. 95-311.

Wang, E. T., G. Kodoma, P. Baldi y R. K. Moyzis, "Global landscape of recent inferred Darwinian selection for *Homo sapiens*", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 103, 2006, pp. 135-140.

Want, S. C., y P. L. Harris, "How do children ape? Applying concepts from the study of non-human primates to the developmental study of 'imitation' in children", *Developmental Science*, 5, 2002, pp. 1-13.

Washburn, D., y D. Crowe, *Symmetries of culture: Theory and practise of plane pattern analysis,* University of Washington Press, Seattle, 1988.

Washburn, D., y D. Humphrey, "Symmetries in the mind: Production, perception and preference for seven one-dimensional patterns", *Visual Arts Research,* 70, 2001, pp. 57-68.

Wason, P., "Reasoning", en B. M. Foss, *New horizons in psychology*, Penguin, Harmondsworth, 1966, pp. 135-151.

Wass, P., U. Waldenstrom, S. Rossner y D. Hellberg, "An android body fat distribution in females impairs the pregnancy rate of in-vitro fertilisation-embryo transfer", *Human Reproduction,* 12, 1997, pp. 2057-2060.

Wasser, S. K., y D. P. Barash, "Reproductive suppression among female mammals: Implications for biomedicine and sexual selection theory", *Quarterly Review of Biology*, 58, 1983, pp. 513-538.

Watson, J. D. y F. H. C. Crick, "A structure for deoxyribose nucleic acid", *Nature*, 171, 1953, pp. 737-738.

Waynforth, D., "Differences in time-use for mating and nepotistic effort as a function of male attractiveness in rural Belize", *Evolution and Human Behavior,* 20, 1999, pp. 19-28.

———, "Fluctuating asymmetry and alternative mating tactics in men: Are nice guys simply losers in the competition for mates?", en T. Akazawa y K. Aoki (eds.), *Mate choice and martial patterns in modern and prehistoric societies,* Nichibunken Press, Kyoto, 2002, pp. 126-140.

———, "Mate-choice copying in humans", *Human Nature,* 18, 2007, pp. 264-271.

Waynforth, D., S. Delwadia y M. Camm, "The influence of women's mating strategies on preference for masculine facial architecture", *Evolution and Human Behavior,* 26, 2005, pp. 409-416.

Waynforth, D., y R. I. M. Dunbar, "Conditional mate choice strategies in humans: Evidence from 'lonely hearts' advertisements", *Behaviour,* 132, 1995, pp. 755-779.

Webster, G., "Evolutionary theory's increasing role in personality and social psychology", *Evolutionary Psychology*, 5, 2007, pp. 84-91.

Webster, J. P., P. H. L. Lamberton, C. A. Donnell y E. F. Torrey, "Parasites as causative agents of human affective disorders? The impact of anti-psychotic, mood-stabilizer and anti-parasite medication on *Toxoplasma gondii's* ability to alter host behaviour", *Proceedings of the Royal Society B,* 273, 2006, pp. 1023-1030.

Wedekind, C., y M. Milinski, "Cooperation through image scoring in humans", *Science,* 288, 2000, pp. 850-852.

Weir, A. S., y A. Kacelnik, "A New Caledonian crow *(Corvus moneduloides)* creatively redesigns tools by bending of unbending aluminum strips", *Animal Cognition,* 9, 2006, pp. 317-334.

Welling, L. L. M., B. C. Jones, L. M. DeBruine, "Raised salivary testosterone in women is associated with increased attraction to masculine faces", *Hormones and Behavior,* 52, 2007, pp. 156-161.

Wellman, H. M., *The child's theory of mind*, MIT Press, Cambridge, 1990.

Wellman, H. M., D. Cross y J. Watson, "Meta-analysis of theory-of-mind development: The truth about false belief", *Child Development*, 72, 2001, pp. 655-684.

West, S. A., A. S. Griffin y A. Gardner, "Social semantics: Altruism, cooperation, mutua-

lism, strong reciprocity, and group selection", *Journal of Evolutionary Biology,* 20, 2007, pp. 415-432.

West, S. A., y B. C. Sheldon, "Constraints in the evolution of sex ratio adjustment", *Science,* 295, 2002, pp. 1685-1688.

West, S. A., S. E. Reece y B. C. Sheldon, "Sex ratios", *Heredity,* 88, 2002, pp. 117-124.

West-Eberhard, M. J., *Developmental plasticity and evolution,* Oxford University Press, Oxford, 2007.

Westendrop, R., y T. Kirkwood, "Human longevity at the cost of reproductive success", *Nature,* 396, 1998, p. 746.

Wetsman, A., y F. Marlowe, "How universal are preferences for female waist-to-hip ratios? Evidence from the Hadza of Tanzania", *Evolution and Human Behaviour,* 20, 1999, pp. 219-228.

Wetsman, A. F., *Within- and between-sex variation in human mate choice: An evolutionary perspective,* tesis de doctorado en producción, University of California, Los Ángeles, 1998.

Weyl, H., *Symmetry,* Princeton University Press, Princeton, 1952.

Whiten, A., "Imitation, pretence and mindreading: Secondary representation in comparative primatology and developmental psychology", en A. E. Russon, K. A. Bard y S. T. Parker (eds.), *Reaching into thought: The minds of the great apes,* Cambridge University Press, Cambridge, 1996, pp. 300-324.

———, "Primate culture and social learning", *Cognitive Science,* 24, 2000, pp. 477-508.

———, "The second inheritance system of chimpanzees and humans", *Nature,* 437, 2005, pp. 52-55.

Whiten, A., y R. W. Byrne, "Tactical deception in primates", *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 1988, pp. 233-273.

Whiten, A., J. Goodall, W. C. McGrew *et al.,* "Cultures in chimpanzees", *Nature,* 399, 1999, pp. 682-685.

Whiten, A., V. Horner, C. A. Litchfield y S. Marshall-Peseini, "How do apes ape?", *Learning and Behaviour*, 32, 2004, pp. 36-52.

———, "How do apes ape?", *Learning and Behavior,* 32, 2004, pp. 36-52.

Whiten, A., V. Horner y F. B. M. de Waal, "Conformity to cultural norms of tool use in chimpanzees", *Nature,* 437, 2005, pp. 737-740.

Whiten, A., y C. P. van Schaik, "The evolution of animal 'cultures' and social intelligence", *Philosophical Transactions of the Royal Society B,* 362, 2007, pp. 603-620.

Whiting, J., "Socialization process and personality", en F. Hsu (ed.), *Psychological anthropology,* Dorsey, Homewood, 1961.

Wichman, A. L., J. L. Rodgers y R. C. MacCallum, "A multilevel approach to the relationship between birth order and intelligence", *Personality and Social Psychology Bulletin,* 32, 2006, pp. 117-127.

Wicks, S., "Social adversity in childhood and the risk of developing psychosis: A national cohort study", *American Journal of Psychiatry,* 162, 2005, pp. 1652-1657.

Wiebe, S. A., K. A. Espy y D. Charak, "Using confirmatory factor analysis to understand executive control on preschool children: I. Latent Structure", *Developmental Psychology*, 44, 2008, pp. 575-587.

Wiggins, D. A., y R. D. Morris, "Criteria for female choice of mates: Courtship feeding and parental care in the common term", *American Naturalist,* 128, 1986, pp. 126-129.

Wilkins, J. F., y F. W. Marlowe, "Sex-biased migration in humans: What should we expect from genetic data?", *BioEssays,* 28, 2006, pp. 290-300.

Wilkinson, G. S., "Reciprocal altruism in bats and other mammals", *Ethology and Sociobiology*, 9, 1988, pp. 85-100.

———, "Reciprocal food sharing in the vampire bat", *Nature*, 308, 1984, pp. 181-184.

Williams, D., *Somebody somewhere,* Jessica Kingsley, Londres, 1994.

Williams, G. C., "Pleiotrophy, natural selection and the evolution of senescence", *Evolution,* 11, 1957, pp. 398-411.

———, "Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle", *American Naturalist,* 100, 1966, pp. 687-690.

———, *Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought,* Princeton University Press, Princeton, 1966.

Williams, G. C., y D. C. Williams, "Natural selection of individually harmful social adaptations among sibs with special reference to social insects", *Evolution,* 11, 1957, pp. 32-39.

Williams, J. H. G., A. Whiten y T. Singh, "A systematic review of action imitation in autistic spectrum disorder", *Journal of Autism and Developmental Disorders,* 34, 2004, pp. 285-299.

Williamson, S. H., M. J. Hubisz, A. G. Clark *et al.,* "Localizing recent adaptive evolution in the human genome", *PLoS Genetics,* 3, 2007, p. e90.

Wilson, A. C., "The molecular basis of evolution", *Scientific American,* 253, 1985, pp. 148-157.

Wilson, D. S., *Darwin's cathedral,* University of Chicago Press, Chicago, 2002.

———, "Toward a genuine pluralism in the study of social behaviour", *Journal of Evolutionary Biology,* 21, 2007, pp. 368-373.

Wilson, D. S., y L. A. Dugatkin, "Group selection and assortative interactions", *American Naturalist,* 149, 1997, pp. 336-351.

Wilson, D. S., y E. Sober, "Reintroducing group selection to the human behavioral sciences", *Behavioral and Brain Sciences,* 17, 1994, pp. 585-654.

Wilson, D. S., y E. O. Wilson, "Rethinking the theoretical foundation of sociobiology", *The Quarterly Review of Biology,* 82, 2007, pp. 327-348.

Wilson, E. O., *Sociobiology: The new synthesis,* Harvard University Press, Cambridge, 1975/2000.

Wilson, J. M. B., D. A. Tripp y F. J. Boland, "The relative contributions of waist-to-hip ratio and body mass index to judgments of attractiveness", *Sexualities, Evolution and Gender,* 7, 2005, pp. 245-267.

Wilson, M., y M. Daly, "Life expectancy, economic inequality, homicide, and reproducti-

ve timing in Chicago neighbourhoods", *British Medical Journal*, 314, 1997, pp. 1271-1274.

Winking, J., M. Gurven, H. Kaplan y J. Steiglitz, "The goals of direct paternal care among South Amerindian population", *American Journal of Physical Anthropology,* 139, 2009, pp. 295-304.

Winterhalder, B., y P. Leslie, "Risk-sensitive fertility: The variance compensation hypothesis", *Evolution and Human Behavior,* 23, 2002, pp. 59-82.

Wood, J. N., D. D. Glynn, B. C. Phillips y M. D. Hauser, "The perception of rational, goal-directed action in nonhuman primates", *Science*, 317, 2007, pp. 1402-1405.

Wood, L. E. P., "Obesity, waist-to-hip ratio and hunter-gatherers", *BJOG: An International Journal of Obstetrics and Gynaecology,* 113, 2006, pp. 1110-1116.

Woogh, C., "Is schizophrenia on the decline in Canada?", *Canadian Journal of Psychiatry,* 46, 2001, pp. 61-67.

Wroblewska, A. M., "Androgenic-anabolic steroids and body dysmorphia in young men", *Journal of Psychosomatic Research*, 42, 1997, pp. 225-234.

Wu, D., y G. H. Shepard, "Is beauty in the eye of the beholder?", *Nature,* 396, 1998, pp. 321-322.

Wu, P., M. Foo y D. B. Turban, "The role of personality in relationship closeness, developer assistance, and career success", *Journal of Vocational Behaviour,* 73, 2008, pp. 440-448.

Wyles, J. S., J. G. Kunkel y A. C. Wilson, "Birds, behavior and anatomical evolution", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA,* 80, 1983, pp. 4394-4397.

Wynne-Edwards, V. C., *Animal dispersion in relation to social behaviour*, Oliver and Boyd, Edinburgo, 1962.

Yamagishi, T., "The provision of a sanctioning system as a public good", *Journal of Personality and Social Psychology*, 51, 1986, pp. 110-116.

Yarmouk, U., "The effect of presentation modality on judgements of honesty and attractiveness", *Social Behavior and Personality,* 28, 2000, pp. 269-278.

Yolken, R. H., y E. F. Torrey, "Are some cases of psychosis caused by microbial agents? A review of the evidence", *Molecular Psychiatry,* 13, 2008, p. 470.

Yu, D., S. R. Proulx y G. H. Shepard, "Masculinity, culture and the paradox of the lek", en V. Swami y A. Furnham (eds.), *The body beautiful: Evolutionary and sociocultural perspectives,* Palgrave Macmillan, Basingstoke, 2007, pp. 88-107.

Zaadstra, B. M., J. C. Seidell, P. A. van Noord *et al.,* "Fat and female fecundity: Prospective study of effect of body fat distribution on conception rates", *British Medical Journal,* 306, 1993, pp. 484-487.

Zahavi, A., "Mate selection: A selection for a handicap", *Journal of Theoretical Biology,* 53, 1975, pp. 205-214.

———, "The cost of honesty (Further remarks on the handicap principle)", *Journal of Theoretical Biology,* 67, 1977, pp. 603-605.

Zelazo, P. D., S. M. Carlson y A. Kesek, "The development of executive function in childhood", en C. A. Nelson y M. Luciana (eds.), *Handbook of cognitive developmental neuroscience*, MIT Press, Cambridge, 2008, pp. 553-574.

Zelazo, P. D., J. A. Sommerville y S. Nichols, "Age-related changes in children's use of external representation", *Developmental Psychology*, 35, 1999, pp. 1059-1071.

Zentall, T. R., "Action imitation in birds", *Learning and Behavior,* 32, 2004, pp. 15-23.

Zilles, K., A. Dabringhaus, S. Geyer *et al.,* "Structural asymmetries in the human forebrain and the forebrain of non-human primates and rats", *Neuroscience Behavioral Review*, 20, 1996, pp. 593-605.

SOBRE LOS AUTORES

Christopher Badcock nació en 1946 y se graduó de la London School of Economics. Fue el primero de su clase en sociología y antropología social en 1967. Obtuvo su doctorado con una tesis sobre estructuralismo en 1973 y desde 1974 ha impartido clases en la LSE, donde es profesor de sociología. Desde 1978 tuvo un análisis didáctico privado con Anna Freud (hasta la muerte de ella, en 1982) y en 1985 impartió, por primera vez desde la segunda Guerra Mundial, un curso de evolución y ciencia social en la LSE. Desde 2004 ha colaborado con Bernard Crespi y recientemente publicó un resumen de su trabajo conjunto sobre la genética de la enfermedad mental en *The imprinted brain: How genes set the balance between autism and psychosis.*

David F. Bjorklund es profesor de psicología en la Florida Atlantic University y actualmente es editor del *Journal of Experimental Child Psychology.* Es autor y editor de numerosos libros, entre ellos *Why youth is not wasted on the young, Children's thinking, The origins of human nature: Evolutionary Psychology and child development* (con Bruce Ellis). Ha publicado más de 150 artículos académicos sobre distintos temas relacionados con el desarrollo infantil y la psicología evolucionista. Ha recibido el apoyo de la National Science Foundation, la Spencer Foundation y la German Research Foundation. Actualmente sus intereses académicos se centran en el desarrollo cognitivo infantil y la psicología evolucionista del desarrollo.

Gillian R. Brown obtuvo el grado de doctora en zoología por la University of Cambridge en 1997 y actualmente es académica de psicología en la University of St. Andrews. Sus investigaciones se enfocan en las diferencias entre sexos y sus efectos en la conducta animal desde el punto de vista neuroendocrino, evolutivo y del desarrollo; en particular, le interesa el papel de las hormonas en mamíferos infantes y adolescentes. También investiga la inversión parental sesgada, el índice de masculinidad al nacer y las diferencias entre sexos en cuanto a estrategias de apareamiento. Junto con Kevin Laland escribió *Sense and nonsense: Evolutionary perspectives on human behaviour.*

Kayla B. Causey es doctoranda en la Florida Atlantic University e investiga la cognición y conducta humanas desde la perspectiva de la psicología evolucio-

nista del desarrollo. Su investigación se enfoca en el desarrollo cognitivo infantil temprano. Su tesis examina la relación entre la metacognición y la memoria prospectiva (y la cronestesia) en el contexto del desarrollo cognitivo. Sus intereses académicos también incluyen la inversión de abuelos y el razonamiento deóntico en niños sobre reglas de precaución y permiso. Actualmente coedita una edición de psicología evolucionista y psicología evolucionista del desarrollo para la revista española *Psicothema.*

Thomas E. Dickins es profesor en la School of Psychology en la University of East London y es investigador en el Centre for the Philosophy of Natural and Social Science en la LSE. Antes de obtener el grado de doctor en evolución de la lengua por la University of Sheffield en el año 2000, Thomas Dickins estudió los temas de psicología y filosofía de la ciencia. Desde entonces ha trabajado en aspectos teóricos de la ciencia evolucionista conductual y en acercamientos evolucionistas a la orientación sexual, la dominancia social y, de manera reciente, las decisiones de fertilidad. En el año 2006 comenzó una serie de conferencias europeas sobre las ciencias evolucionistas conductuales. En colaboración con Rebecca Sear, David Lawson y Kevin Laland, esta serie de conferencias se convirtió en la European Human Behaviour and Evolution Association (www.ehbea.com), donde actualmente funge como tesorero. Desde 2007 es el editor jefe de la *Journal of Evolutionary Psychology.*

Adrian Furnham se formó como académico en la London School of Economics, donde obtuvo el grado de maestro en economía; en la University of Oxford obtuvo el grado de doctor en 1981. Obtuvo después del grado de doctor en ciencia (1991) y posteriormente el grado de doctor en letras (1995). Fue catedrático de psicología en el Pembroke College, Oxford; ahora es profesor de psicología en la University College London desde 1992. Ha sido invitado por muchas universidades, como la University of New South Wales, la University of the West Indies, la Universidad de Hong Kong y la Universidad de KwaZulu-Natal. También fue invitado como profesor de administración en la Henley Management College. Recientemente obtuvo el puesto de profesor adjunto de administración en la Norwegian School of Management (2009). Ha escrito más de 60 libros y 700 artículos sobre una gran variedad de temas de la psicología social, psicometría, psicología evolucionista y diferencial.

Jeremy Kendal es investigador del RCUK en el departamento de antropología de la University of Durham. Obtuvo el grado de doctor en aprendizaje social animal de la University of Cambridge en 2003 bajo la guía de Kevin Laland. Desde entonces ha desarrollado su interés por la evolución cultural humana; ha des-

arrollado modelos matemáticos de construcción de nichos culturales y de la evolución de normas sociales costosas en el contexto de su trabajo posdoctoral con Marc Feldman en la University of Stanford, también ha continuado su análisis experimental y teórico de las estrategias de aprendizaje social con Kevin Laland en la University of St Andrews. Sus intereses actuales se centran en el aprendizaje social, la evolución cultural, la coevolución genético-cultural y la construcción de nichos.

Kevin Laland es profesor de biología conductual y evolucionista en la University of St. Andrews. Sus investigaciones han cubierto un gran número de temas relacionados con la conducta animal y la evolución; en particular, el aprendizaje social, la coevolución genético-cultural y la construcción de nichos. Ha publicado seis libros y 150 artículos sobre estos temas y es un miembro de la Royal Society of Edinburgh.

David W. Lawson es investigador de la Leverhulme Early Career Research Fellowship en el departamento de psicología de la University College London. Se etiqueta a sí mismo como un ecologista de la conducta humana y tiene el grado de doctor en antropología por la University College London, así como grados en psicología evolucionista y ciencias biológicas. Ha estudiado los modelos evolucionistas de la conducta humana y animal. Su investigación se enfoca en la ecología conductual de la familia, en particular la competencia por recursos y la cooperación entre hermanos y la coevolución de las estrategias de inversión reproductivas y parentales.

Michael E. Price es profesor de psicología en la Brunel University; antes fue académico en la Indiana University, en el Santa Fe Institute y en la Washington University at St. Louis. Tiene el grado de licenciatura en psicología por la Duke University y el de doctor en antropología biológica por la University of California, Santa Bárbara. Ha realizado investigaciones de psicología evolucionista de cooperación y cognición social con grupos indígenas del Amazonas en Venezuela y Ecuador; así como en poblaciones de los Estados Unidos y el Reino Unido.

Natalie Salem es candidata a doctora en psicología evolucionista por la University College London, donde recibió los grados de licenciatura y maestría en psicología. Su investigación explora la posibilidad de que las estrategias de apareamiento se puedan inferir sólo a partir de señales corporales, como el índice cintura/cadera, el índice cintura/pecho y el índice de masa corporal. Su interés principal es el efecto de las hormonas sexuales masculinas y femeninas en el desarrollo conductual y psicológico y sus consecuencias para la elección de pareja en humanos.

Rebecca Sear es profesora de antropología evolucionista en la University of Durham. Tiene grados en zoología y antropología biológica y obtuvo el grado de doctora por la University College London en 2001. Le interesa la aplicación de la teoría de la evolución en las ciencias sociales, particularmente en la demografía. Ha publicado numerosos artículos sobre el tema, enfocándose en particular en el impacto del parentesco en fenómenos demográficos y en las interrelaciones entre la salud y los resultados demográficos. Su investigación se ha enfocado en las poblaciones con fertilidad alta en países en vías de desarrollo, en particular en la África subsahariana, pero también le interesa la transición demográfica y la fertilidad baja. Es vicepresidenta y cofundadora de la European Human Behaviour and Evolution Association y miembro del consejo del Galton Institute.

Viren Swami es profesor de psicología en la University of Westminster y profesor en la help University College en Malasia. Obtuvo el grado de licenciatura y doctorado, ambos en psicología, por la University College London y fue académico en la University of Liverpool. Los principales intereses de su investigación son la psicología de la atracción interpersonal, en particular en perspectivas transculturales y aspectos de la imagen corporal, así como el fomento de actitudes corporales positivas. Es editor asociado en la publicación *Body Image* y autor de *The missing arms of Venus de Milo* y *The psychology of physical attraction* (que publicó con Adrian Furnham). Ha traducido obras de Jorge Luis Borges, Roberto Bolaño, Franz Kafka, George Orwell y Federico García Lorca, entre otros, al malayo.

David Waynforth es profesor de conducta humana en la escuela de medicina de la University of East Anglia, Norwich. Su formación académica es en antropología; después de completar su doctorado en ecología evolucionista humana en la University of New Mexico, fue catedrático durante varios años en la University of Durham. Sus intereses de investigación incluyen estrategias alternativas de apareamiento, cuidado parental y medicina evolucionista.

ÍNDICE ANALÍTICO

afinidades (dentro y entre el microcosmos y el macrocosmos): 233-234, 235, 256, 299-300; *véase también* correspondencias
Alejandría: 67, 189
alquimia/alquimistas: 174n, 241, 246, 267
Amen Corner. *Véase* Colegio de Médicos
Antonio de Padua, san: 98-99, 100
Aquino, santo Tomás de: 190
Argent, doctor John: 214, 220, 221, 264, 273
Argoli, Andrea: 268
Aristóteles/aristotelismo: 55, 94n-95n, 186, 189, 204, 243-244, 279; Bacon sobre, 203-206, 210-211; y Cremonini, 94-95, 96; y Descartes, 289, 290; y Fabricio, 114, 115-116, 119, 177-178; influencia de, en Harvey, 101-103, 177, 178, 179, 182, 206-208, 209-210, 245, 280-281, 293
astrología/astrólogos: 231-232, 241, 268
astronomía/astrónomos: 17-18, 54, 56, 231, 239-240, 247n, 268, 283

Bacchiglione, río: 235-236
Bacon, Francis: 52, 201,202, 203, 204, 205, 206, 207, 208,209, 279, 290, 294, 300; sobre Aristóteles, 204, 211; *El avance del saber,* 203; crítica de Harvey a, 210-211; sobre Galileo, 204-205; como paciente de Harvey, 201-203; sobre vivisección, 191
Bacon, Nicholas: 52
Banister, John: 162
barberos (como cirujanos): 74, 127, 158-159, 160, 162-163, 170
Bates, John: *Mysteries of Nature and Art,* 256
Bauhin, Caspar: *Theatrum anatomicum,* 166
Biblia, la: 104-105
Biblia del Rey Jacobo: 104-105
Birkenhead, John: poema sobre la circulación, 269
Blake, William: 248
borraja: 234
boticarios: 127, 130, 131, 132-133, 135, 136, 137
Boyle, Robert: 18, 174n, 290
Brenta, río: 235
Browne, Lancelot (suegro de William): 125, 127
Browne, sir Thomas: 300
Bruno, Giordano: 243, 270
Bulmar, Bevis: 256
Bunyan, John: *El progreso del peregrino,* 102

Caius, John: 43-44, 61, 65, 78-79, 81, 86, 89-90, 127
Cambridge: 133, 260
capilares: 278n
Carlos I: 150, 273, 274, 295-297, 303; y Harvey, 16, 21, 147-149, 173, 176, 186-187, 214, 231, 274, 297; *De motu cordis,* de Harvey, dedicado a, 229-230, 264, 295
cartesianismo. *Véase* Descartes, René
Castillo de Ketschin, Praga: 282-284
Catedral de Estrasburgo: 290
Caus, Salomon de: *Les raisons des forces mouvantes,* 257
Cesalpino, Andreas: 247
Chapman, George: 239
círculos y circulación: 238-245, 246-247, 260, 268-271
cirujanos: 74, 98-99, 117, 127, 133, 135-136, 137, 158, 159-160, 162, 170
Colegio Caius, Cambridge: 41, 43-51, 61-62, 89-90, 260, 305; biblioteca, 27, 64, 65-66, 78-79; capilla, 47; Puerta del Honor, 43; Puerta de la Humildad, 41, 58; Puerta de la Virtud, 41-42
Colegio de Médicos: 127, 129-132, 134, 148; en Amen Corner, 160, 173, 213, 220n-221n, 306, 307n; y apropiación del agua pública, 253-254; ataques a las teorías de Harvey por, 216-217, 218; y boticarios fraudulentos, 131-133; el legado de Harvey al, 306-307; nombramiento de Harvey como profesor lumleiano de anatomía, 157-161, 180; presidentes, 16, 127, 214, 220, 240, 306; y la publicación de *De motu cordis,* 220-221, 263, 264-266
Colombo, Realdo: 167, 186, 228, 247, 276; influencia de, sobre Harvey, 167-168, 169-170, 180-182, 183, 184; *De re anatomica (De la anatomía),* 167; y la vivisección, 169-170, 180-181, 190-192, 193
Compañía de Cirujanos Barberos: 158-159, 160n

Copérnico, Nicolás: 231, 239
corazón: acercamiento aristotélico al, 101-103; analogía con el sol, 231-232; anatomía/partes del, 70-72, 164-165; como bomba, 260, 298-299, 301-302; Colombo sobre el, 167-168, 169-170, 180-181; y el concepto del cuerpo político, 225-227, 228-231, 295, 298-300, 308-309; creencias populares sobre, 103-104; creencias religiosas concernientes e importancia del, 97-105; Descartes sobre el, 287-290, 294; experimentos y teorías de Harvey sobre el, 101-103, 164-170, 179-187, 195-200, 208, 214-217, 225, 251, 253, 255-259, 294, 295, 298-299; movimiento del (diástole/sístole), 25-26, 168-170, 180-187, 195-196, 199-200, 206-208, 214-215, 216-217, 218, 222, 249, 262, 273, 277, 287; septo del, 70, 77-78, 166-167, 170, 180, 215; significado cultural del, 104-105, 180; teorías galénicas relacionadas, 167, 168 168-169, 180; Vesalio sobre el, 77-78
correspondencias (dentro y entre el microcosmos y el macrocosmos): 233-235, 241-242, 256-258, 299-300; *véase también* afinidades
Court, Thomas: 150
Cremonini, Cesare: 94-96, 114, 115
Cromwell, Oliver: 297, 298, 310

Darwin, Charles: 15, 271n
debates: 58-61, 66, 69, 93, 121-122, 171, 220, 260, 262, 277, 278
Dee, John: 283
Defoe, Daniel: 268
Dekker, Thomas: 250, 251
Descartes, René: 285, 286-290, 299-300, 301-302; y las "causas" aristotélicas, 289, 290; *Discurso del método,* 286; interés de, en los relojes mecánicos, 285, 286-287, 289; y las teorías de Harvey, 287, 289-290, 292, 293, 294-295, 298, 301, 309
D'Ewes, sir Simon: 171
disección humana: 67, 72, 74, 75, 76, 77, 159, 160-165, 174,190; cuerpos usados, 118-121, 161, 171-172
Donatello: *Milagro del hombre con el corazón avaricioso,* 98-99
Donne, John: 227, 228-229, 232-233, 239, 255; "Una anatomía del mundo", 233; "El brazalete", 236; "Égloga", 232; "Del progreso de las almas", 228
Drake, Roger: 267

Edgehill, refriega de (1642): 297
Emerson, reverendo John: 141
eméticos: 138
empirismo, inducción, experimentación, etc.: 16, 17, 19, 95-96, 114, 178, 201-211, 148, 248, 282, 288, 290; *véase también* corazón/experimentos y teorías de Harvey sobre el
Enrique VIII: 127, 251
Esculapio: 88, 89
Estey, George: 57, 59

Fabricio (de Aquapendente, Girolamo Fabrizi): 111, 112, 113, 186; y Aristóteles, 114, 115, 118, 177-178; carácter, 111n, 112, 118; disecciones/lecciones en el anfiteatro de anatomía, Padua, 111-119, 120, 159-160, 176-177, 197, 198; en el examen final de Harvey, 121-122; influencia sobre Harvey, 118, 177, 178, 179-180, 197-198, 275, 293; tratado sobre las "puertecitas" de las venas *(De venarum ostiolis),* 197-198, 263
Falopio, Gabriel: 111
Fernando II, emperador del Sacro Imperio Romano: 21, 274
filosofía naturalista: 18, 94n, 95, 96, 114, 203-204, 205, 213, 233, 300, 301; y Descartes, 284, 286, 287, 288, 290, 295; y Harvey, 16, 18, 94n, 177, 213, 225, 267, 279, 281; *véase también* Aristóteles
filósofos herméticos: 241
Fitzer, William: 263
Fludd, Robert: 240, 241, 242, 246, 263, 266, 269; *Medicina catholica,* 266-267; *Utriusque cosmi,* 241-243

Galeno: 67-73, 74, 89, 103, 114, 130-131, 160, 182, 186, 216-218, 308n; *Del arte de la medicina,* 68; desafíos a sus teorías, 73-74, 77, 78-79, 276; estudio de Harvey sobre, y adherencia a, sus teorías, 64-66, 69-70, 130, 131, 132, 138; *Miscelánea,* 64; *Procedimientos anatómicos,* 65; *De los temperamentos,* 68; teorías contradichas por Harvey, 166-169, 179-180, 181, 183, 185, 196, 199, 216-219, 235, 274, 298; y vivisección, 189-193
Galileo Galilei: 86, 204-205, 209, 279
Gam, sir Davy: 143
Garth, Alice: 305
Gilbert, William: 240, 245; *De magnete (Del imán),* 240
Giotto: frescos de la Capilla de los Scrovegni, Padua, 100, 101

Gonville, reverendo Edmund: 43
Gonville y Colegio Caius. *Véase* Colegio Caius, Cambridge
Guerra Civil inglesa: 18, 296, 303

Harrington, James: 298
Harvey, Daniel (hermano de William): 150, 252
Harvey, Eliab (hermano de William): 150, 304, 310
Harvey, sir Eliab (sobrino de William): 38n
Harvey, Elizabeth (nombre de soltera Browne) (esposa de William): 125-126, 174,220
Harvey, Joan (nombre de soltera Halke) (madre de William): 34, 35
Harvey, John (hermano de William): 143-144
Harvey, Juliana (nombre de soltera Halke o Hawke) (tía de William): 34
Harvey, Matthew (hermano de William): 150
Harvey, Michael (hermano de William): 150
Harvey, Thomas (padre de William): 31, 33, 34, 35; matrimonios, 34; muerte y autopsia, 152; obtención del escudo de armas, 151-152; como tesorero de su familia, 150-151; y William Harvey, 36-38, 39, 45, 52, 81, 82, 122, 125, 149, 150
Harvey, Thomas (hermano de William): 150
Harvey, sir Walter, alcalde de Londres: 151
Harvey, William: actitud hacia boticarios y cirujanos, 132-133; apariencia, 21-23, 51-52, 144-146; y Aristotelismo, 102, 178, 179, 182, 206-208, 209-210, 245, 280, 281, 293; asuntos financieros, 148-150, 305-306; autopsia del padre, 152; y Bacon, 201-203, 206, 209-211; biblioteca, 18, 306-307; caligrafía personal, 166, 221-222; carácter, 22-23, 32, 52, 64, 68, 281-282; y Carlos I, 16, 21, 147-149, 173, 176, 186-187, 214, 229-230, 231, 264, 274, 295-297; *De circulatione sanguinis (Ejercicios anatómicos sobre la circulación de la sangre),* 274; y el Colegio de Médicos, 127, 129-133, 157, 264-265, 305-307; *véase también* lecciones; y Colombo, 167-168, 169-170; en Court, 143-145, 146-149; demostración en la Universidad de Altdorf, 21-22, 23-26, 274; y Descartes/cartesianismo, 287, 289, 290, 292, 293, 294-295, 298, 301, 309; discurso, 36; escape de ahogo, 81-82; escolaridad, 37-39; escudo de, 89-90; experimentos con ligaduras, 196-199, 263; experimentos de, *véase* corazón/experimentos, y teorías de Harvey sobre el; y Fabricio, 118, 121-122, 177, 178, 179, 197, 275, 293; como filósofo naturalista, 16-17, 94n, 177, 213, 225; y Galileo, 86, 204-205, 209; *De generatione animalium (Ejercicios anatómicos acerca de la generación de las criaturas vivas),* 293-295; y la Guerra Civil, 303; y Hofmann, 274-282, 290; en Hospital de San Bartolomé, 134-138, 144, 173; interés en filosofía, 55-56; interés en poesía, 54-55; investigación privada, 173-177, 178-185, 206-207, 213; sus lecciones/disecciones públicas, 157, 158, 213-217, 246; y Londres, 124, 128, 249-256, 259-260; malaria, 80; matrimonio, 125-126; *De motu cordis,* 15-16, 23, 188, 198-200, 220-223, 224-226, 229-231, 235-236, 238, 249, 256-258, 262-271, 295-296, 297-299, 307; nacimiento, 35; niñez, 35-37; obtención del título médico, 121-122; opinión política, 229-231, 273, 295-299, 306-309; práctica como médico, 130-131, 140-143, 148-149, 173, 174, 303-304; propiedades y terrenos, 125, 149-150, 173-175, 224, 306-307; reputación como médico, 140-143, 265-266; teorías atacadas, 215-220, 264-266; y teorías galénicas, 64-66, 69-70, 130, 131-132, 166-167, 168-169, 180, 196, 216-219; testamento, 305-307; últimos años y muerte, 304-306, 307-308, 309-310; en la Universidad de Cambridge, 39, 41, 42, 43, 44-52, 54-66; en la Universidad de Padua, 82, 83-84, 85-90, 91-92, 93-94,106, 108-109, 120-122; y Vesalio, 78-79, 81, 160, 163; y vivisección, 15, 24-26, 174-176, 180-185, 188-189, 192-193, 206, 222, 238
Harvey Grammar School for Boys, Folkestone: 38n
Hasting-Leigh, Kent: 34
Heráclito: 259
hierbas: y el cuerpo, 234
Hipócrates: 67
Hobbes, Thomas: *Leviatán,* 299
Hofmann, Caspar: 275-282, 290
Hooke, Robert: 174n
Hospital de San Bartolomé: 134-138, 144, 148, 173
humores, los cuatro: 68-69, 103, 138, 217-218, 227, 232, 302

Iglesia católica/catolicismo: 34, 47, 83, 296; y la disección de humanos, 72, 119, 120-121; y el corazón, 97-98, 99-100, 101-102, 103-105; opinión acerca de la vivisección, 189-190
Isabel I: 46, 47, 52, 240, 283

Jacobo I (Jacobo VI de Escocia): 124, 125, 143, 144, 228, 229, 241; muerte de, 147; y Harvey, 124, 132, 134, 146-147
Jonson, Ben: *El alquimista,* 246

Kepler, Johannes: 231, 240
King's School, Canterbury: 38-39, 44, 45, 54

Laud, William, arzobispo de Canterbury: 150
Leonardo da Vinci: 35, 73, 191, 219n, 236
Linacre, Thomas: 89, 127, 129
Lluelyn, Martin: poema en alabanza de Harvey, 309
Londres: 17, 124, 128-129, 249-253, 259, 268; bombas y chasqueadores, 256, 257, 258-259; Bygot House, 256; casa de Harvey en Ludgate, 124-125, 128, 259-260; cisternas, 254; Cockaine House, Broad Street, 304; Iglesia San Olavo, 172; mapa (*ca*. 1570), 128; ríos y arroyos, 253; Smithfield, 128, 133, 176, 249, 249; *véase también* Colegio de Médicos; Hospital de San Bartolomé
Lumley, John Lumley, primer barón de: 157
Lynne, Richard: mapa de Cambridge, 48, 49

Malpighi, Marcello: 278n
Malthus, Thomas: 271
Marlowe, Christopher: 44, 51; *Edward II,* 51
María I de Inglaterra: 34, 85
Marx, Karl: 194n
médicos: 16, 76, 80-81, 91, 117, 127, 133, 135, 142-143, 144, 146-147, 160, 166, 167, 174n, 203, 218, 234, 262, 265-266, 305, 308
metafísicos: 56
microcosmos/macrocosmos (concepto de): 156-236, 228, 240-245, 256-258, 266-268, 287-289, 294-295, 299-300
Middleton, Thomas: 251
Mondino de Luzzi: 72, 112; *Anathomia corporis humani (Anatomía del cuerpo humano),* 72, 74, 112
Montaigne, Michel de: 63
Morice, Peter: 255-256
músculos: estudios y teorías concernientes a los, 70, 73, 117, 159, 183, 196, 209, 226, 234, 238, 250, 257

nave de los necios, La: 63
Newton, sir Isaac: 247n
Nicholl, Charles: *Leonardo da Vinci,* 219
nueces: 234

Padua: 83, 85, 86-88, 89-91, 98, 235; Basílica de San Antonio, 98, 99, 100; frescos de la Capilla de los Scrovegni (Giotto), 100, 101; Hospital San Francisco, 91-92; Jardines Botánicos, 92, 93, 260; santo patrono, 98-99; *véase también* Universidad de Padua
Pedro de Abano: 93
Pepys, Samuel: 160n
Pitágoras: 82
plantas: y correspondencias, 233-234
Platón: 55, 82, 204, 243, 250
Plinio el Viejo: 55
pneuma: 71, 179
Primrose, James: *Exercitationes, et animadversiones,* 273
purgas: 137-138
Puttenham, George: *The Art of English Poesy,* 239

Rahere (monje): 84
"ratón de biblioteca": 62-63
Real Sociedad: 300
relojes: 283-284, 285, 286-287, 289, 290, 293-294
retórica, estudio de la: 54-55
riñones y frijoles: 233
Riolan, Jean: 192, 274
Ripley, George: *Compuesto de alquimia,* 246
Roberts, Lewis: *The Merchants Mappe of Commerce,* 253
Rodolfo II de Austria: 283
Romanos: 24, 67, 72, 77, 105, 190

Salisbury, Robert Cecil, conde de: 125
sangría: 69, 137-138, 159, 218, 219, 232, 308n, 310
Segismundo, conde: 121
Shakespeare, William: 16, 38, 39; *La fierecilla domada,* 83
El rey Lear, 103, 104; silogismos: 204
Smiles, Samuel: *Ayúdate,* 271
Smith, sir William: 140-142
Sociedad de Boticarios: 132, 132
Spenser, Edmund: *La reina de las hadas,* 105
Sprat, Thomas: 300
Stow, John: *The Survey of London,* 250-251
Syntagma anatomicum: 109

teoría de la circulación de Harvey: anuncio/demostración de la, 15, 21-26, 213-216, 274, 276-277, 282; desarrollo de la, 16-17, 195-201, 206-210, 213; influencias de la, en economía, 17-18, 252-254; intelectual, 17-18, 224-248, 260; lingüística, 246-248; política, *véase* corazón/y

concepto del cuerpo político; social, 17-18, 249-253, 258-260; tecnológica, 17-18, 253-260; recepción de la, 17-18, 23-24, 215-223, 264-283, 286-288, 292-301, 307-310; *véase también* corazón/experimentos y teorías de Harvey sobre el
transfusiones de sangre: 308n
tránsito pulmonar de la sangre: 70-71, 165, 168-170, 180-181, 184-185, 200, 214-216, 236, 262, 276

Universidad de Altdorf: demostración de Harvey (1636), 21-22, 23-26, 274, 276
Universidad de Bolonia: 72, 74, 80, 120, 190
Universidad de Cambridge: 54-62, 78, 279; Biblioteca, 64, 78-79; *véase también* Colegio Caius
Universidad de Montpellier: 80
Universidad de Padua ("El Bo"): 65, 74, 78, 80-81, 83-85, 90-91, 99, 111, 117, 275; anfiteatro de anatomía, 106-111, 113, 115-116, 260; Galileo profesor en, 204-205, 209; grados médicos, 91, 92-93, 121-122; "naciones" de estudiantes, 85-86, 87-89, 94, 108-109, 112, 117-118; tiempo de Harvey en, 15, 81, 86, 87-90, 91, 94, 96, 106, 118, 204-205, 207; *véase también* Cremonini, Cesare; Fabricio; Vesalio, Andreas
Universidad de París: 192, 274

válvulas ("puertecitas") de las venas: 197-200, 210, 215, 256-258, 260, 263, 290
Venecia, República de: 85, 111, 119, 121
Veronese, Paolo: 283
Vesalio, Andreas: 73-76, 160, 163, 167, 182, 186; *De humani corporis fabrica (De la estructura del cuerpo humano),* 75, 77-79; y las teorías galénicas, 73-74, 77-79, 166-167; en la Universidad de Padua, 74, 81, 85-87, 95, 111, 117; y la vivisección, 190, 192
Virgilio: 55, 177
vitalismo de Galeno: 290, 292
vivisección: 19, 24-25, 169-170, 188-193; actitud romana hacia, 189-190; y la Iglesia católica, 190; práctica de Harvey de, 15, 25-26, 169-170, 174-177, 180-185, 188-189, 192-193, 206, 222, 238

Walbrook, río: 253
Warner, Walter: 270-271
Wilde, Oscar: *Oxford Notebooks,* 13
Wilkinson, doctor: 134

Yeomen (características/estatus social de): 16, 31-33, 36-39, 45, 52, 55, 82, 91, 122, 125, 146, 148-151, 178, 226, 305-306, 309

Zabarella, Jacopo: 94n

ÍNDICE GENERAL

Sumario 7

I. *Perspectivas evolucionistas de la conducta,* Thomas E. Dickins 9
Breve introducción a la teoría de la evolución 13
Aptitud, sociobiología y la teoría de la historia de vida 26
Psicología evolucionista 34
Conclusión 38
Agradecimientos 41

II. *La evolución de la cognición,* Kayla B. Causey y David F. Bjorklund 42
¿Por qué somos tan listos? 43
¿Cómo nos hicimos tan listos? 52
¿Para qué somos buenos? ¿Cuándo nos hicimos tan buenos? 62
Conclusiones 83

III. *La cooperación como un problema clásico de la biología conductual,*
Michael E. Price 84
¿Por qué la cooperación ha representado un problema para la biología? 84
Soluciones del rompecabezas a nivel individual: replicadores egoístas, vehículos cooperativos 87
Cooperación que favorece genéticamente al individuo (selección de parentesco y altruismo de barba verde) 88
Cooperación que genera beneficios para el individuo altruista (altruismo recíproco, reciprocidad indirecta y señal costosa) 94
Resumen de las teorías de cooperación a nivel individual 101
Selección a nivel grupal 102
Cooperación humana compleja: acciones colectivas 108
Conclusión 115
Agradecimientos 119

IV. *Elección de pareja y selección sexual,* David Waynforth 120
Selección sexual 121
¿Qué rasgos humanos son señales seleccionadas sexualmente? 132

Selección sexual y diferencias entre individuos del mismo sexo 134
Asignación de tiempo 142
Conclusión 146

V. *La psicología evolucionista de la belleza humana,* Viren Swami y Natalie Salem 148
Atractivo facial 151
Atractivo corporal 169
Conclusiones y rumbos futuros 194

VI. *Teoría de la historia de vida y conducta reproductiva humana,* David W. Lawson 197
Intercambios en la historia de vida humana 199
La optimización del tamaño de la familia en sociedades tradicionales 211
La optimización del tamaño de la familia en sociedades modernas 216
Conclusiones y rutas futuras 228
Agradecimientos 230

VII. *Crianza y familias,* Rebecca Sear 231
¿Qué es la inversión parental? 231
¿Quién invierte en los hijos? 233
El conflicto familiar 248
¿Qué se invierte? 250
¿En quién se invierte? 251
Conclusión 269
Agradecimientos 270

VIII. *Personalidad y diferencias individuales,* Adrian Furnham 271
El estado actual de la psicología diferencial 275
La personalidad y el imperativo evolucionista 278
Un análisis del costo-beneficio de los Cinco Grandes 286
Autoritarismo 293
Habilidad e inteligencia 295
El lado oscuro de la personalidad 299
Conclusión 301

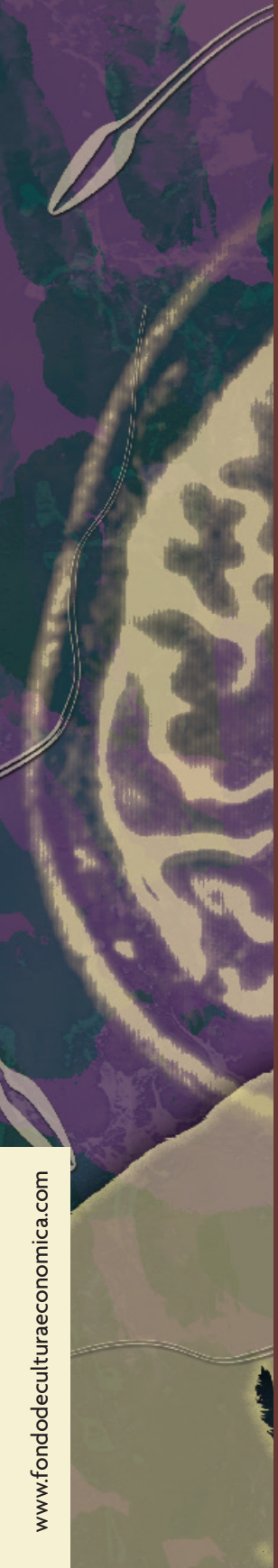
IX. *Evolución, cognición y enfermedad mental. La teoría de la impronta genética del cerebro,* Christopher Badcock 306

Las enfermedades que nos hicieron humanos 307
Estilos cognitivos opuestos, mentalístico y mecanístico, en la psicosis y el autismo 316
La impronta genética del cerebro 323
Consecuencias para la psicología evolucionista 335
Agradecimientos 338

X. *Interacciones entre cognición y cultura,* Jeremy Kendal 339
Transmisión social 344
Coevolución genética-cultural de la cognición y la cultura (principalmente) en el linaje homínido 361
Conclusión: Un marco teórico de construcción de nichos de herencia multimodal 374

XI. *El futuro de la psicología evolucionista,* Kevin N. Laland y Gillian R. Brown 376
Una perspectiva histórica breve 377
¿El EEA es un concepto útil? 381
La universalidad de los mecanismos psicológicos y el reto de explicar la variación 387
La evaluación de hipótesis: formas alternativas de evaluar 391
Una visión del futuro 399
Agradecimientos 402

Bibliografía 403
Sobre los autores 489
Índice analítico 493



La psicología evolucionista estudia la conducta humana mediante la aplicación de los principios biológicos relacionados con la selección natural; la investigación en este campo explica ciertos rasgos del comportamiento como adaptaciones necesarias para la supervivencia, heredadas y reforzadas generación tras generación.

Psicología evolucionista ofrece una introducción a los principales objetos de estudio de esta disciplina, como la cooperación —o el engaño—, la elección de pareja, los criterios para definir la belleza y la impronta genética del cerebro. Se trata de temas cuya discusión con frecuencia suscita polémica, pero que no por ello se ha de rehuir. Este acercamiento es una invitación a estudiar de forma crítica una disciplina cuyo propósito es arrojar luz sobre los porqués del comportamiento, no para justificar, sino para entender más a fondo aquello que nos define como especie.

www.fondodeculturaeconomica.com